ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 64

11

НОЯБРЬ



«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

1979

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *О. М. Бобылева, Т. А. Румянцева* и *К. С. Фридлянд*

Сдано в набор 10.08.79. Подписано к печати 19.10.79. М-27299. Формат бумаги $70\times108^1/_{16}$. Бумага № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л. $10.^1/_2$ + вкл. ($^1/_2$ печ. л.) = 15.4 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 17.23. Тираж 2672. Тип. зак. 609.

Издательство «Наука». Ленинградское отделение.
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 561 : 581.45

А. И. Киричкова и В. А. Самылина

ОБ ОСОБЕННОСТЯХ ЛИСТЬЕВ НЕКОТОРЫХ МЕЗОЗОЙСКИХ ГИНКГОВЫХ И ЧЕКАНОВСКИЕВЫХ

A. I. KIRITCHKOVA, V. A. SAMYLINA. ON THE PECULIARITIES OF LEAVES OF SOME MESOZOIC *GINKGOALES* AND *CZEKANOWSKIALES*

Выявлено, что сегменты листьев *Czekanowskia* и рассеченных листьев ряда гинкговых были не плоскими, а толстыми, четырехгранными, в сечении обычно трапециевидными. Такая форма сегментов рассматривается как приспособительный признак, который наряду с механическими тканями и толстой кутикулярной пленкой обеспечивал упругость и жесткость листьев.

Описан новый род гинкговых *Leptotoma* с тремя новыми видами *L. lenaensis*, *L. longipapillata* и *L. vilujensis*. Отличительные особенности листьев *Leptotoma* следующие: повторно дихотомическое рассечение листовой пластинки на узкие мясистые сегменты, четырехгранная (в поперечном сечении) форма сегментов, амфистоматность, приуроченность устьиц верхней поверхности листа к краевым зонам, беспорядочная ориентация замыкающих клеток устьиц.

Среди голосемянных мезофита преобладали растения с рассеченными листьями. Это относится как к семенным папоротникам, которых было еще много в раннем мезофите, так и к саговниковым, беннеттитовым, гинкговым и чекановскиевым. И лишь хвойные контрастируют с остальными группами голосемянных: как и современные их представители, хвойные мезофита обладали цельными листьями. Помимо хвойных, цельные листья были присущи и некоторой части родов названных выше групп растений. Как правило, это были некрупные продолговатые (иногда линейные) листья с параллельным или дугонервным жилкованием, как, например, у *Eretmophyllum*, *Ginkgodium*, *Pseudotorellia*, *Phoenicopsis* и у некоторых других. По форме листьев и жилкованию с ними сходны наиболее крупнолистные хвойные мезофита — *Podozamites* и *Ferganiella*. Более крупные цельные листья других голосемянных имели мощный центральный стержень (рахис), от которого отходили многочисленные боковые жилки. Примером могут служить листья цикадофитов типа *Taeniopteris* и *Macrotaeniopteris*. Однако большие роды, наиболее широко географически и геологически распространенные и занимавшие доминирующее положение во флорах, характеризовались рассеченными листьями. Исключение составляли, пожалуй, лишь два рода — *Phoenicopsis* из чекановскиевых и *Podozamites* из хвойных.

Преобладание либо дихотомически и перисторассеченных, либо цельных узких, почти линейных листьев у большинства голосемянных мезофита было, очевидно, приспособлением для уменьшения статических и динамических нагрузок на фотосинтезирующие органы. Действительно, если представить себе кожистые, нередко довольно крупные листья цикадофитов, гинкговых или чекановскиевых цельными, то это были бы листья с очень большой парусностью, что неизбежно должно было бы повлечь за собой усложнение и утяжеление их строения. Примером более или менее рационального решения такого варианта могут служить уже упоминавшиеся выше листья типа *Taeniopteris* и *Macrotaeniopteris*. Однако подобные крупные массивные листья вряд ли могли быть присущи лесо-

образующим древесным породам, о чем свидетельствуют и тафономические наблюдения. Доминантами лесов мезофита, по крайней мере северного полушария, были деревья с преимущественно рассеченными листьями или с цельными некрупными продолговатыми листьями. Размеры рассеченных листьев сильно варьировали. Значительная часть мезозойских гинкговых и чекановскиевых были крупнолистными, а главное длиннолистными растениями. Так, например, подавляющее большинство видов *Czekanowskia* и *Spehenobaiera* характеризуется листьями, достигавшими более 10 см в длину. Надо также иметь в виду, что ширина сегментов листьев гинкговых редко превышала 5 мм, а большинство чекановский имели листья с сегментами не более 1 мм в ширину. При этом листья гинкговых и чекановскиевых, даже крупные и многократно рассеченные, независимо от того, встречаются они в ископаемом состоянии в виде отпечатка или только фитолейм, сохраняются в породе обычно в расправленном состоянии, что свидетельствует об их высокой упругости и способности противостоять статическим и динамическим нагрузкам (собственный вес, воздействие ветра, атмосферных осадков и т. п.).

Изучение большого количества фитолейм листьев *Czekanowskia* и ряда рассеченнолистных гинкговых привело нас к заключению, что, помимо механических тканей и толстой кутикулярной пленки, упругость и жесткость листьев этих растений обеспечивались дополнительными приспособлениями, а именно трапециевидной, а иногда, возможно, прямоугольной или двутавровой формой сегментов в поперечном сечении.

Оказалось, что эта особенность, на которую ранее не обращали внимания, является родовым признаком листьев *Czekanowskia*. Сегменты дихотомически рассеченных листьев *Czekanowskia* в поперечном сечении обычно были более или менее трапециевидными, т. е. их верхняя и нижняя поверхности неравновелики по ширине, а боковые поверхности соответственно ориентированы косо по отношению к каждой из них. Это выявилось при массовом изготовлении кутикулярных препаратов листьев с целью изучения их эпидермального строения. На развернутой кутикулярной пленке сегментов листьев, сохранившейся на полную ширину, видны неравновеликие верхняя, нижняя и две боковые поверхности (рис. 1, 2). Разделяющие их границы наиболее четко проявляются между нижней и боковыми поверхностями сегмента листа, в то время как граница между верхней и боковыми поверхностями выражена менее резко. Это легко объяснимо тем, что стыку между нижней и боковыми поверхностями соответствует острый угол, а между верхней и боковыми поверхностями — тупой.

Непосредственное подтверждение такого толкования пограничных продольных линий, наблюдаемых на развернутых кутикулярных пленках листьев, мы находим на поперечных срезах фитолейм листьев чекановский из более чем 50 местонахождений юрского и раннемелового возрастов. Были сделаны поперечные срезы всех морфологических типов листьев рода *Czekanowskia*: как узких типа *C. rigida*, так и широких типа *C. latifolia*. Образцы из всех без исключения местонахождений свидетельствуют об одноплановости строения сегментов листьев *Czekanowskia* в поперечном сечении, хотя разные виды различаются как по ширине боковых поверхностей (т. е. по толщине сегментов), так и по ширине верхней и нижней поверхностей сегментов.

Более сильная кутинизация боковых и более узкой из двух широких поверхностей сегментов листа по сравнению с наиболее широкой дает основание считать, что именно последняя была нижней поверхностью листа. Это соображение подтверждается и тем обстоятельством, что у гипостоматных листьев чекановский как раз наиболее широкая из четырех поверхностей сегмента несет устьица, отсутствующие на более узкой из двух широких поверхностей, а также на боковых поверхностях. Последние функционально, по-видимому, ближе верхней, а не нижней поверхности листа. В настоящей статье в качестве иллюстрации выявленной особенности листьев *Czekanowskia* мы приводим фотографии поперечных

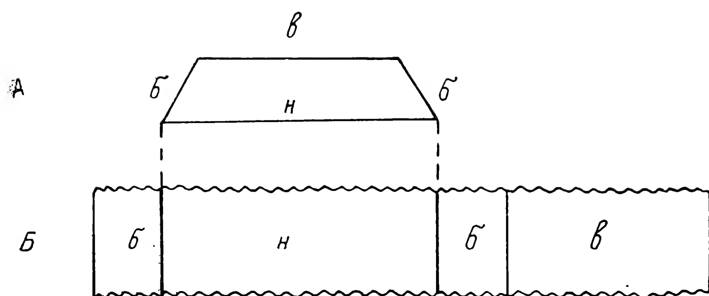


Рис. 1. Схематическое изображение поперечного сечения (*А*) и развернутой кутикулярной пленки (*Б*) сегментов листьев *Czekanowskia* и *Leptotoma*. (Увеличено).

в — верхняя, *н* — нижняя, *б* — боковая поверхность сегмента.

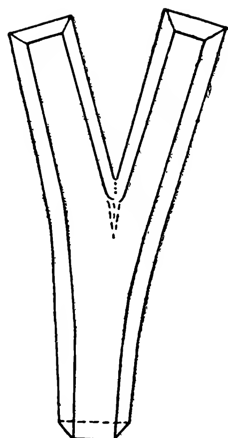


Рис. 2. Схематическое изображение дихотомирующего участка листа *Czekanowskia* и *Leptotoma*.

срезов и развернутой кутикулярной пленки сегментов листа *Cz. kazachstanica* Kiritchk. (рис. 3, *2—4* — см. вклейку) из среднеюрских отложений Прикаспия (Северо-западный Казахстан). Подробному описанию всего имеющегося в нашем распоряжении материала по роду *Czekanowskia* будет посвящена специальная работа.

Просматривая свои материалы по мезозойским растениям, мы пришли к заключению, что выявленная для листьев чекановский особенность была свойственна и некоторым другим мезозойским растениям, в частности сильно рассеченным листьям некоторых гинкговых. Ниже описывается новый род гинкговых по листьям — *Leptotoma*. Ранее листья такого морфологического типа относились к роду *Baiera* и обычно определялись как *B. ahnertii* Krysht. Листья *Leptotoma* имеют определенное морфологическое сходство с листьями *Czekanowskia*: они дихотомически несколько раз рассечены на тонкие сегменты, ширина которых мало меняется по длине листа. Сегменты листьев *Leptotoma* в сечении также четырехгранные. Эта особенность, а также определенное своеобразие в строении эпидермы листьев и привели к необходимости выеления нового рода.

Мясистые четырехгранные сегменты листьев были свойственны и по крайней мере некоторым видам рода *Sphenobaiera*. Это стало очевидным при критическом пересмотре эпидермальных препаратов листьев *S. uninervis* Samyl. и *S.* ex gr. *longifolia* (Pom.) Florin (рис. 3, *1*) из нижнемеловых отложений р. Алдана и *S. flabellata* Vassilevsk. из нижнемеловых отложений р. Зырянки. В первом случае данное утверждение прямо подтверждается поперечными срезами фитолейм листьев *S. uninervis*. Этой особенностью обладали, видимо, и листья *S. spitsbergiensis* Florin. В работе Флорина (Florin, 1937) на табл. V, фиг. 8 изображена развернутая кутикулярная пленка сегмента листа этого вида, где видны две его широких поверхности, разделенные узкой боковой поверхностью. Насколько широко была распространена среди мезозойских растений выявленная особенность листьев или была свойственна только роду чекановския и некоторым родам гинкговых, покажут дальнейшие исследования.

Ниже приводится описание выделяемого нами нового рода *Leptotoma* и трех его видов. Один из них происходит из средней юры п-ова Мангышлак, два других сменяли друг друга во времени в бассейне р. Лены и происходят из верхнеюрских и нижнемеловых отложений. При характеристике эпидермальных клеток использовались термины, выработанные нами для описания эпидермы листьев гинкговых и чекановскиевых (Самылина, Киричкова, 1973).

Фотографии отпечатков листьев выполнены Т. Н. Нарышкиной (БИН АН СССР) и П. Н. Нарышкиным (ВНИГРИ). Микрофотографии изготовлены в ЛАФОКИ Б. Т. Шапковым. Авторы выражают благодарность М. Э. Кирпичникову за консультацию по вопросу образования названия для нового рода.

Род **Leptotoma Kiritchk. et Samyl. gen. nov.**

Тип рода **L. lenaensis Kiritchk. et Samyl. sp. nov.**

Диагноз. Листья клиновидные до вееровидных с тонким хорошо выраженным черешком. Листовая пластинка 3—5-кратно дихотомически рассечена на узкие сегменты более или менее равной ширины по всей длине листа. Наиболее глубокий срединный вырез рассекает листовую пластинку вплоть до черешка. Сегменты листа толстые, в сечении четырехгранные, близкие к трапециевидным. Листья амфистоматные. Основные клетки эпидермы образуют более или менее хорошо выраженные ряды. Устьица гаплохейльные, располагаются на нижней и боковых поверхностях листа, а также на краевых зонах его верхней поверхности. Ориентация устьиц беспорядочная, с тенденцией к преобладанию продольной ориентации.

Обоснование выделения рода. По морфологическим особенностям и строению эпидермы листья, выделяемые здесь в новый род, близки сильно рассеченным листьям родов *Ginkgo* и *Baiera*. Это дает основание рассматривать род *Leptotoma* в составе класса гинкговых (*Ginkgoopsida*). Своеобразной отличительной особенностью *Leptotoma* являются их толстые, в прижизненном состоянии, по-видимому, мясистые листья, сегменты которых в поперечном сечении были более или менее трапециевидными. Число жилок в сегментах установить не удалось. Жилки, видимо, были глубоко погружены в мезофилл мясистых сегментов и не проявлялись на их поверхности. На фитолеймах сегментов листьев *Leptotoma*, как и у листьев *Czekanowskia*, можно нередко видеть две продольные линии, которые могут быть приняты за жилки. Детальное изучение фитолейм на разной стадии их мацерации убедило нас в том, что это не что иное, как эпидермальные складки, образовавшиеся в процессе фоссилизации за счет разницы в площади нижней эпидермы листа, с одной стороны, и суммарной площади верхней и двух боковых эпидерм — с другой.

Характерной особенностью эпидермального строения листьев *Leptotoma*, не свойственной листьям других гинкговых, является свободная от устьиц срединная зона верхней поверхности листа. Обычно у амфистоматных листьев гинкговых устьица или располагаются по всей верхней поверхности сегмента более или менее равномерно, или собраны в несколько полос, разделенных безустьичными полосами. От сильно рассеченных листьев *Sphenobaiera*, сегменты которых тоже были мясистыми, а в сечении трапециевидными, листья *Leptotoma* отличаются, кроме уже упомянутой особенности в строении верхней эпидермы, беспорядочной ориентацией устьиц.

При определении тонкорассеченных листьев гинкговых иногда вспоминают о роде *Baierella*. Этот род с единственным видом *B. bohnei* был выделен Потонье (Potonie, 1933) на материале из юрских отложений Ирана для листьев с пластинкой, глубоко надрезанной на узкие «хвоеподобные» сегменты. Однако при описании рода автором не были четко определены морфологические признаки листьев, которые отличали бы листья *Baierella* от сходных листьев других родов гинкговых — *Ginkgo* и *Baiera* (род *Sphenobaiera* в то время еще не был выделен). Осталось неизвестным и строение эпидермы листьев *Baierella*. Это, по-видимому, и послужило причиной того, что род *Baierella* впоследствии практически не использовался в работах палеоботаников. Дорф (Dorf, 1958) относил его к числу сомнительных гинкговых. В последующих работах по юрской флоре Ирана

(Barnard, 1967; Kilpper, 1971) листья, аналогичные листьям *B. bohnei* R. Potonie, определялись как *Baiera muensteriana* (Presl) Heer. Нам представляется, что из-за неполноты характеристики рода *Baierella* от использования этого родового названия следует воздерживаться.

Довольно широкое распространение листьев морфологического типа *Baiera ahnertii* в юрских и нижнемеловых отложениях Евразии позволяет предположить, что многие из них могут оказаться принадлежащими роду *Leptotoma*. Но следует иметь в виду, что для выявления листьев *Leptotoma* необходимо изучение развернутых кутикулярных пленок на всю ширину сегмента листа; кроме того, желательно и изготовление поперечных срезов фитолейм листьев.

Большие скопления листьев *Leptotoma* в породе дают основания полагать, что они принадлежали листопадным деревьям или крупным кустарникам, которые играли заметную роль в растительных ассоциациях.

Leptotoma lenaensis Kiritchk. et Samyl. sp. nov.
(рис. 3, *7*; рис. 4, *1*—*7*, — см. вклейку)

Baiera ahnertii Krysht.: Вахрамеев, 1958. Стратиграфия и ископаемая флора юрских и меловых отложений Вилюйской впадины и прилегающей части Приверхоянского краевого прогиба, с. 109, табл. XXVI, фиг. 4, 5. — Основы палеонтологии, т. XV, с. 184, табл. V, фиг. 2, *а*, *б*, рис. 29.

Голотип. ГИН АН СССР, обр. 122-4 (Вахрамеев, 1958, табл. XXVI, фиг. 4). Левый берег р. Лены, севернее мыса Джаской, поздняя юра.

Описание материала. В нашем распоряжении имеются отпечатки из двух местонахождений. Листья с низовьев р. Лены севернее мыса Джаской уже были описаны В. А. Вахрамеевым. Наиболее полный из них (Вахрамеев, 1958, табл. XXVI, фиг. 4) мы принимаем за голотип. Листья небольшие, с ширококлиноводным основанием, переходящим в тонкий длинный черешок. Листовая пластинка до 50 мм в длину, 3—4-кратно дихотомически рассечена на тонкие сегменты шириной около 1 мм (0.6—0.8 мм). Наиболее глубокий срединный вырез рассекает листовую пластинку вплоть до черешка. Ширина конечных сегментов лишь незначительно меньше ширины сегментов в средней или нижней частях листа. Черешок 1.5—2 мм в ширину. Фитолеймы сегментов листьев в поперечном сечении четырехгранные, более или менее трапециевидные.

На развернутой кутикулярной пленке сегментов листа различимы границы сгибов двух широких и перемежающихся с ними двух узких поверхностей, соответствующих верхней, нижней и двум боковым эпидермам. Одна из двух широких поверхностей несколько шире другой. Примерное соотношение ширины нижней, верхней и боковых поверхностей сегментов 6 : 4 : 1.5.[1]

Листья амфистоматные. Эпидерма нижней, верхней и боковых поверхностей листа различна. Нижняя эпидерма состоит из коротких полигональных клеток, среди которых преобладают более или менее изодиаметрические. Они располагаются довольно хорошо прослеживаемыми рядами. Наряду с ними встречаются и короткие цепочки из сплюснутых клеток. По краю нижней эпидермы расположены 2—3 ряда продолговатых коротких клеток. Подобная узкая полоса из 3—5 рядов продолговатых коротких клеток видна на некоторых участках сегментов посередине нижней эпидермы. Устьица более или менее равномерно рассеяны по всей поверхности нижней эпидермы. Иногда в их расположении не наблюдается какой-либо закономерности, иногда они слагают прерывистые ряды,

[1] Поперечные срезы фитолейм сегментов листьев имеют несколько иное соотношение сторон, что, на наш взгляд, является результатом физических (давление и пр.) и химических процессов при фоссилизации, которые приводят к спрессовыванию и неравномерному усыханию листьев в разных их частях. Соотношение сторон сегментов листа, выявляемое на изолированных путем мацерации и развернутых кутикулярных пленках, по-видимому, ближе соотношению сторон листьев в прижизненном состоянии.

Количественная характеристика эпидермальных признаков листьев рода *Leptotoma*

Растение	Местонахождение	Поверхность листа	n	Число клеток на 1 мм²			Число устьиц на 1 мм²			Устьичный индекс		
				x_1	$\bar{x}$	Sn x	y_1	$\bar{y}$	Sn y	J_1	$\bar{J}$	Sn J
L. longipapillata	П-ов Мангышлак	н	11	784—1408	1050	±75	8—36	23	±7.2	0.7—3.2	2.3	±0.8
		в	10	480—1800	1074	±46	8—32	15	±8.5	0.4—3.2	1.6	±1.0
L. lenaensis	Р. Лена	н	15	528—1144	762	±53	0—40	17.3	±8.5	1.1—3.4	2.3	±1.3
		в	14	384—1200	714	±78	0—32	13.1	±9.2	0—2.9	1.6	±0.6
	Р. Ботомою	н	21	448—1152	681	±68	8—40	22	±8.9	0.8—8.2	3.3	±1.7
		в	15	256—840	430	±45	0—32	17.1	±6.7	0—5.9	3.7	±1.0
L. vilujensis	Р. Марха	н	26	208—1152	572	±90	0—32	20	±5.5	0—8.8	4.0	±1.8
		в	23	240—1008	512	±57	0—24	15.8	±6.3	0—6.2	3.0	±1.1

Примечание. n — число наблюдений; x_1, y_1, J_1 — варианта каждого наблюдения числа на 1 мм² клеток (x), устьиц (y) и показаний устьичного индекса (J); $\bar{x}$, $\bar{y}$, $\bar{J}$ — среднее число; Sn — стандартные отклонения; J — устьичный индекс по Солсбери (Salsbery, 1928), вычисляемый по формуле: $J = (S/E + S) \cdot 100$, где S — число устьиц на 1 мм², E — число эпидермальных клеток на ту же площадь.

что особенно заметно на листьях с р. Ботомою. Число устьиц также варьирует.

Срединная часть верхней эпидермы сложена продолговатыми короткими клетками и широкими разновидностями удлиненных клеток. Хорошо выраженных трихомных образований они не несут. В этой части верхней эпидермы обычно нет устьиц. Устьица верхней эпидермы приурочены главным образом к краевым зонам. Краевые зоны верхней эпидермы состоят из коротких, в том числе более или менее изодиаметрических клеток со срединной бородавочкой, или папиллой. От нижней эпидермы краевые зоны верхней эпидермы отличаются преобладанием четырехугольных, а не многоугольных клеток.

Боковые эпидермы узкие, состоят из 7—10 рядов коротких, преимущественно продолговатых клеток. Обычно кутикулярная пленка, соответствующая боковым эпидермам, бывает смята в продольные складки. По-видимому, это результат спрессовывания толстых листьев в породе в процессе захоронения.

Устьица краевых зон верхней эпидермы и боковых эпидерм располагаются более четко выраженными рядами по сравнению с устьицами нижней эпидермы. Устьица довольно мелкие, их замыкающие клетки погружены. Последние, однако, как правило, частично видны через вход в устьичную ямку. Замыкающие клетки устьиц ориентированы беспорядочно по отношению к длинной оси сегмента, т. е. могут быть ориентированы и вдоль, и косо, и перпендикулярно к оси. Все же преобладает продольная ориентация устьиц, особенно у листьев с р. Ботомою. Замыкающие клетки устьиц окружены 4—6 побочными клетками. Как и основные клетки эпидермы, побочные клетки несут срединную бородавочку. Кроме того, угол побочной клетки, обращенный в сторону замыкающих клеток, нередко оттянут в папиллу. Папиллы побочных клеток нависают над устьичной ямкой. Иногда вместо папилл побочные клетки несут кутикулярные утолщения, которые, сливаясь между собою, оконтуривают овальный вход в устьичную ямку. Примерные размеры группы устьичных клеток 55—85×35—75 мкм. Количественные данные, касающиеся частоты устьиц на разных поверхностях листа, для каждого местонахождения приведены в таблице.

На отдельных препаратах можно видеть, что все основные клетки верхней эпидермы продолговатые, а устьица между ними отсутствуют (рис. 5, *2* — см. вклейку). На одном из препаратов листьев с низовьев р. Лены и верхняя и нижняя эпидермы сложены продолговатыми клетками, устьица имеются только на нижней эпидерме, причем ориентиро-

ваны вдоль длинной оси сегмента. По-видимому, эти участки принадлежат основанию листа или его черешку.

Сравнение. В данной статье описываются остатки листьев *Leptotoma* из трех местонахождений в пределах Ленского угольного бассейна: из нижней части верхнеюрской толщи (р. Лена, джаскойская свита), из верхней части верхнеюрской толщи (р. Ботомою, бергеинская свита) и из низов нижнего мела (р. Марха, батылыхская свита). Листья из названных трех местонахождений представляют собой, на наш взгляд, единый эволюционный ряд. Крайние его представители, т. е. листья *L. lenaensis* из джаскойской свиты на р. Лене и *L. vilujensis* из батылыхской свиты на р. Мархе, существенно отличаются друг от друга. Листья с р. Мархи крупнее ленских и имеют почти вдвое более широкие сегменты. Явные различия наблюдаются и в строении эпидермы. Устьица на всех поверхностях эпидермы сегментов листьев с р. Мархи собраны в довольно хорошо прослеживаемые ряды и ориентированы преимущественно по длине сегмента, тогда как у ленских листьев ряды устьиц, причем не всегда четко выраженные, имеются только на верхней и боковых поверхностях, а ориентация устьиц беспорядочная. У листьев *L. vilujensis* основные клетки эпидермы и группы устьичных клеток гораздо крупнее таковых у листьев *L. lenaensis*, а устьичный индекс выше (см. таблицу). Кроме того, у листьев *L. vilujensis* стенки эпидермальных клеток нередко мелкоизвилистые, тогда как у листьев *L. lenaensis* они всегда прямые.

Листья из верхнеюрских отложений р. Ботомою по морфологическим признакам и топографии эпидермальных элементов ближе к листьям с р. Лены и относятся нами к *L. lenaensis*. От типовых листьев этого вида листья с р. Ботомою отличаются несколько более четко выраженными устьичными рядами. По размерам клеток и другим количественным данным, касающимся эпидермы, листья с р. Ботомою занимают промежуточное положение между листьями с рек Лены и Мархи.

Характер изменчивости эпидермальных признаков в эволюционном ряду листьев *L. lenaensis—L. vilujensis* свидетельствует о постепенном увеличении влажности местообитаний этих растений, а возможно, указывает и на общее поступательное увеличение влажности климата Восточной Сибири на протяжении верхней юры—раннего мела. Однако для подтверждения последнего предположения нужны дополнительные наблюдения на других одновозрастных растениях.

L. longipapillata из юры Мангышлака отличается от сибирских видов мелкими листьями, достигавшими в длину не более 3,5 см и рассеченными на нитевидные сегменты. Характерными отличительными признаками в строениии эпидермы листьев являются мелкоклеточность в сочетании с довольно крупными устьицами и наличие крупных длинных папилл.

Местонахождения. Ленский угольный бассейн, левый берег нижнего течения р. Лены, ниже мыса Джаской, обр. 122-4 (джаскойская свита); р. Ботомою, правый приток р. Вилюя, обр. 815/76 (бергеинская свита). Поздняя юра.

Leptotoma vilujensis Kiritchk. et Samyl. sp. nov.

(рис. 3, *8*; рис. 5, *1—8* — см. вклейку)

Голотип. ВНИГРИ, обр. 815/74. Правый берег р. Мархи, левого притока р. Вилюя, в 3 км от о. Елового; ранний мел (низы батылыхской свиты).

Описание материала. В коллекции имеется более 10 образцов породы с отпечатками листьев, покрытых фитолеймами, а также изолированные фитолеймы. Ни один из листьев не сохранился целиком. Листья довольно крупные, клиновидные до ширококлиновидных, с тонким длинным черешком. Листовая пластинка более 70 мм в длину, 4—5-кратно дихотомически рассечена на тонкие линейные сегменты 1—1.2 мм в ширину. Наиболее глубокий срединный вырез рассекает листовую пластинку вплоть до черешка. Ширина конечных сегментов примерно

та же, что и ширина сегментов в средней или нижней частях листа; ширина черешка около 1.5 мм. Верхушки конечных сегментов приострены. Сегменты листьев в поперечном сечении четырехгранные, трапециевидные. На развернутой кутикулярной пленке сегмента листа хорошо различимы границы сгибов двух широких и перемежающихся с ними двух узких участков поверхностей, соответствующих нижней, верхней и двум боковым эпидермам; примерное соотношение их ширины 10 : 7 : 2.5.

Листья амфистоматные. Устьица на всех поверхностях листа расположены прерывистыми рядами, разделенными безустьичными полосами. На нижней эпидерме обычно 7 рядов устьиц, расположенных на примерно равном расстоянии друг от друга. Основные клетки эпидермы в устьичных рядах преимущественно короткие, многоугольные. Наряду с ними присутствуют сплюснутые клетки, образующие короткие цепочки из нескольких клеток. Безустьичные полосы узкие, состоят из 2—5 рядов клеток. Клетки преимущественно удлиненные, многоугольные, принадлежат как узким, так и широким разновидностям. Стенки основных клеток нижней эпидермы прямые, иногда они осложнены вторичной структурой: становятся мелкоизвилистыми или четковидно утолщенными. Почти каждая клетка, особенно в устьичных рядах, несет срединную бородавочку.

Срединная часть верхней эпидермы сложена удлиненно-узко-, реже, удлиненно-широкомногоугольными клетками без каких-либо трихомных образований. В этой части верхней эпидермы нет устьиц за исключением единичных. Устьица сконцентрированы в краевых зонах, где образуют прерывистые ряды — от 1 до 4 с каждой стороны. Краевые зоны верхней эпидермы сложены преимущественно короткими, четырех- или многоугольными клетками с хорошо выраженной срединной бородавочкой. Наряду с ними присутствуют и сплюснутые клетки. У краевого шва верхней эпидермы располагается 1—2 ряда удлиненных клеток. Стенки клеток такие же, как на нижней эпидерме.

Боковые эпидермы узкие, состоят из 7—10 рядов коротких клеток, аналогичных клеткам краевых зон верхней эпидермы. На ширину боковых эпидерм приходится 2—3 прерывистых ряда устьиц.

Устьица на всех поверхностях сегментов более или менее одинаковы. Замыкающие клетки устьиц погружены и ориентированы преимущественно по длине сегмента, хотя встречаются устьица, ориентированные и косо, и поперек продольной оси сегмента. Замыкающие клетки окружены 2—6 побочными клетками, по форме и размерам почти не отличающимися от окружающих основных клеток. Как и последние, побочные клетки несут срединную бородавочку. Стенки побочных клеток, обращенные в сторону замыкающих клеток, образуют кольцевое кутикулярное утолщение. Иногда вместо кутикулярного утолщения побочные клетки несут папиллы, нависающие над замыкающими клетками. Устьица нижней эпидермы отличаются от устьиц верхней и боковых эпидерм несколько более удлиненными очертаниями за счет более длинных полярных клеток. Примерные размеры группы устьичных клеток нижней эпидермы 60—135$\times$$\times$55—85 мкм; то же для верхней и боковых эпидерм: 65—1000$\times$45—50 мкм.

Сравнение с другими видами приведено при описании типового вида рода *Leptotoma — L. lenaensis*.

М е с т о н а х о ж д е н и е. См. голотип.

Leptotoma longipapillata Kiritchk. et Samyl. sp. nov.

(рис. *4*, *5*, *6*; рис. 6, *1—8* — см. вклейку, рис. 7)

Г о л о т и п. ВНИГРИ, обр. 815/44. Восточный Мангышлак, овраг Камысты, средняя юра (тонашинская свита).

О п и с а н и е м а т е р и а л а. На двух образцах породы имеется несколько отпечатков неполных листьев. Листья мелкие, с ширококлиновидным основанием, переходящим в тонкий черешок. Листовая пластинка до 35 мм в длину, 3—4-кратно дихотомически рассечена на тонкие линей-



Рис. 7. *Czekanowskia longipapillata* sp. nov.
Неполный лист, принятый за голотип. Нат. вел., ВНИГРИ, обр. 815/44.

ные сегменты менее 1 мм (около 0.8 мм) в ширину. Наиболее глубокий срединный вырез рассекает листовую пластинку вплоть до черешка. Ширина черешка около 1 мм. Верхушки конечных лопастей приострены, Сегменты в поперечном сечении четырехгранные, трапециевидные. На развернутой кутикулярной пленке хорошо различимы границы сгибов двух широких и перемежающихся с ними двух узких участков, соответствующих нижней, верхней и двум боковым эпидермам сегмента листа; примерное соотношение их ширины 7 : 5 : 2.

Листья амфистоматные. Эпидерма нижней, верхней и боковых поверхностей сегментов различна. Нижняя эпидерма состоит из коротких многоугольных клеток, среди которых преобладают более или менее изодиаметрические. Наряду с ними имеются сплюснутые клетки, образующие короткие цепочки. Клетки нижней эпидермы располагаются рядами. У самого края нижней эпидермы в несколько рядов (до 5) находятся удлиненные клетки. Аналогичные клетки наблюдаются иногда и в средней части нижней эпидермы. Углы клеток закругленные. Почти каждая клетка несет срединную бородавочку. Некоторые клетки имеют папиллу; папиллы мощные, обычно очень длинные (до 140 мкм). Устьица более или менее равномерно рассеяны по всей поверхности нижней эпидермы, на некоторых участках они образуют нечетко выраженные ряды.

Верхняя эпидерма сложена как короткими продолговатыми клетками, так и широкими разновидностями удлиненных клеток. Срединная часть верхней эпидермы, на ширину которой приходится до 11 клеток, лишена устьиц. Клетки срединной зоны несут нечеткие бородавочки. Устьица на верхней эпидерме расположены в краевых зонах и образуют 1—2 не всегда четко выраженных ряда. Основные клетки в устьичных рядах преимущественно короткие, несут такие же трихомные образования, как и клетки нижней эпидермы.

Боковые эпидермы узкие, состоят из 7—10 рядов клеток, аналогичных клеткам краевых зон верхней эпидермы. Обычно на ширину боковой эпидермы приходится один ряд устьиц.

Устьица на всех поверхностях листа более или менее одинаковы, различаются лишь размерами. Замыкающие клетки устьиц погружены и ориентированы беспорядочно по отношению к длинной оси сегмента. Замыкающие клетки окружены 5—7 побочными клетками, которые нередко несут папиллы, обращенные в сторону устьичной ямки. Иногда вместо папилл побочные клетки образуют кутикулярный валик, оконтуривающий вход в устьичную ямку. Примерные размеры группы устьичных клеток нижней эпидермы 70—125×50—65 мкм; то же для верхней и боковых эпидерм: 45—85×30—40 мкм.

Сравнение с другими видами приведено при описании типового вида рода *Leptotoma* — *L. lenaensis*.

Местонахождение. См. голотип.

ЛИТЕРАТУРА

Вахрамеев В. А. 1958. Стратиграфия и ископаемая флора юрских и меловых отложений Вилюйской впадины и прилегающей части Приверхоянского краевого прогиба. Региональная стратиграфия СССР, 3.

Основы палеонтологии. **1963.** 15.

Самылина В. А., А. И. Киричкова. **1973.** Строение эпидермы листьев чекановскиевых и гинкговых и вопросы терминологии. Палеонтол. ж., 4.

Barnard P. 1967. The geology of the Upper Djadjerud and Lar Valleys (North Iran). II. Paleontology. Flora of the Shemshak formation. Pt. 2. Liassic plants from Shemshak and Ashtar. Riv. Ital. Paleontol., 73, 2.

Dorf E. 1958. The geological distribution of the *Ginkgo* family. Bull. Wagner Free Inst. Sci., 33, 1.

Florin R. 1937. Die fossilen Ginkgophyten von Franz-Joseph-Land nebst Erörterungen über vermeintliche Cordaitales mesozoischen Alters. II. Allgemeiner Teil. Palaeontographica, Abt. B, 82, 1—4.

Kilpper K. 1971. Über eine Rät-Lias Flora aus dem Nördlichen Abfall des Abburs-Gebirges in Nord Iran. Teil 2: Ginkgophyten—Belaubungen. Palaeontographica, Abt. B, 4—6.

Potonie R. 1933. Über einige Pflanzenreste aus dem Jura Persiens. Arb. Inst. Paleobot. und Brennsteine, 31.

Salsbery E. J. 1928. On the causes and ecological significance of stomatal frequency, with special reference to the woodland flora. Phil. Trans. Roy. Soc. London, 216-B.

Всесоюзный нефтяной
научно-исследовательский
геологоразведочный институт,
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 14 III 1979.

SUMMARY

Among the *Ginkgoales* and *Czekanowskiales*, plants with leaves repeatedly dichotomously divided into narrow, more or less linear segments, were widely spread. The degree of preservation of such leaves, often large and elongated, is the evidence of their elasticity and ability to resist static and dynamic loads (its own weight, effect of wind, atmospheric precipitations etc.). The authors have found out that leaf segments of *Czekanowskia* and divided leaves of some *Ginkgoales*, in particular several *Sphenobaiera*, were not flat, but thick, quadrangular, trapeziform on cross sections. Such form of segments is regarded as an adaptive peculiarity, which, together with mechanical tissues and thick cuticular membrane provided elasticity and rigidness of leaves.

A new genus of *Ginkgoales—Leptotoma* has been described, including three new species: *L. lenaensis*, *L. vilujensis* (Late Jurassic — Early Cretaceous of Western Yakutia) and *L. longipapillata* (Middle Jurassic of Mangyshlak). Leaf laminae of *Leptotoma* were finely divided into narrow thick segments, quadrangular on cross sections. Distinguishing characters of epidermical structure of *Leptotoma* leaves are as follows: amphistomaticity, occurrence of leaf segment upper surface stomata in marginal zones only, irregular orientation of stomata.

УДК 576.312.321.38 : 582.675.3

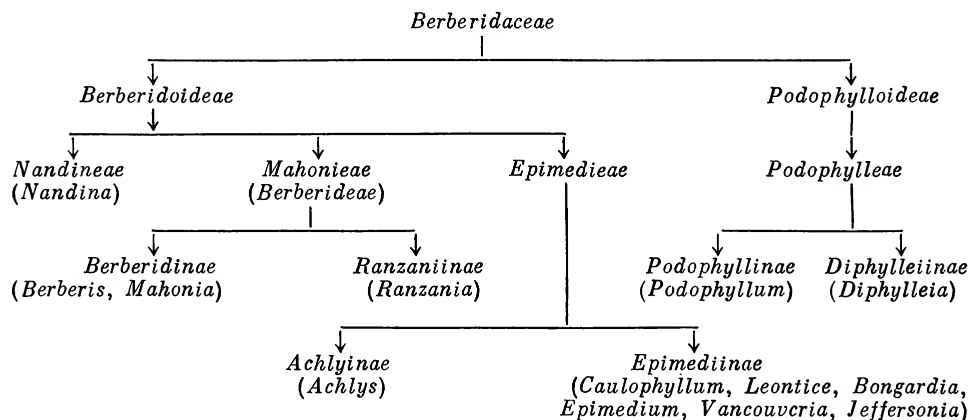
В. Н. Косенко

СРАВНИТЕЛЬНО-КАРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *BERBERIDACEAE* S. L.

V. N. KOSENKO. COMPARATIVE KARYOLOGICAL STUDY OF REPRESENTATIVES OF THE FAMILY *BERBERIDACEAE* S. L.

Дается описание кариотипов шести видов сем. *Berberidaceae* s. l. Описанный впервые кариотип *Epimedium pinnatum* Fisch. характеризуется соматическим числом 2n=12 и наличием вторичной перетяжки у II пары хромосом. *E. grandiflorum* Morr. по кариологическим признакам очень близок к *E. pinnatum*. Кариотипы *Podophyllum peltatum* L., *P. hexandrum* Royle и *P. emodi* Wall. имеют одинаковое соматическое число хромосом 2n=12. *P. hexandrum* и *P. emodi* не различимы по кариотипу и отличаются от кариотипа *P. peltatum* наличием и расположением вторичных перетяжек на хромосомах. Хромосомный набор *Leontice ewersmannii* Bunge, изученный у растений, собранных в Туркмении (пос. Кара-Кала), не соответствует типичному кариотипу *L. ewersmannii*, описанному ранее (Косенко, 1977б). На основе кариологических и имеющихся морфологических данных приводится схема филетических связей внутри сем. *Berberidaceae* s. l. Рассматривается возможная эволюция кариотипа внутри указанного семейства.

Систематика сем. *Berberidaceae* до настоящего времени не разработана. Наиболее полная морфологическая обработка сем. *Berberidaceae* была дана Янхеном (Janchen, 1949). Взаимоотношения между отдельными таксонами семейства Янхен представил в виде следующей схемы:



Однако в настоящее время многие систематики придерживаются иной точки зрения в понимании как объема, так и родства внутри сем. *Berberidaceae*. Хатчинсон (Hutchinson, 1959) и А. Л. Тахтаджян (1970а), в основном соглашаясь с Янхеном, выделяют из *Berberidaceae* два семейства: *Podophyllaceae*, включающее *Podophyllum* и *Diphylleia*, и монотипное сем. *Nandinaceae*. При этом Хатчинсон указывает на большее родство *Podophyllaceae* с *Ranunculaceae*, чем с *Berberidaceae*, выделяя последнее в самостоятельный порядок *Berberidales*. При обработке сем. *Berberidaceae* для флоры Европы Стирн (Stearn, 1964) отнес к нему, кроме *Berberis* и

Mahonia, также *Leontice*, *Bongardia*, *Epimedium* и *Gymnospermium*. В сводке Виллиса (Willis, 1973) в сем. *Podophyllaceae* включаются, кроме *Diphylleia* и *Podophyllum*, *Dysosma*, *Ranzania*, *Jeffersonia* и *Achlys*, а роды *Leontice*, *Bongardia*, *Gymnospermium* и *Caulophyllum* объединяются в новое сем. *Leonticaceae*. Брович (Browicz, 1973) в обработке для флоры Ирана предлагает еще один вариант системы сем. *Podophyllaceae*, включающий *Leontice*, *Gymnospermium*, *Bongardia*, *Epimedium* и *Podophyllum*. Таким образом, даже этот небольшой перечень систематических работ говорит о существующих разногласиях в понимании границ отдельных таксонов *Berberidaceae*, и их места внутри определенного семейства. Кроме того, до сих пор отсутствует систематическая обработка родов *Leontice* и *Gymnospermium*.

Для решения вопросов систематики родов *Leontice*, *Bongardia* и *Gymnospermium* нами было предпринято сравнительно-кариологическое изучение этой группы растений (Косенко, 1977а, б; 1978). В данном случае применение кариологического метода позволило разграничить как роды, так и отдельные виды *Leontice* и *Gymnospermium*.

Сем. *Berberidaceae* при широком его понимании насчитывает 14 родов и около 650 видов растений, среди которых только *Berberis*, *Mahonia* и *Nandina* являются кустарниками. Остальные роды барбарисовых представлены многолетними травами. Почти все травянистые барбарисовые характеризуются относительно длинными хромосомами и малым соматическим числом, поэтому являются удобным объектом для кариологического исследования.

Лангле (Langlet, 1928) впервые определил хромосомные числа и частично изучил морфологию хромосом большинства родов сем. *Berberidaceae*. Он отметил различия между родами *Berberidaceae* как по числу, так и по морфологии хромосом. По мнению Лангле, морфология хромосом может быть использована для решения вопросов систематики сем. *Berberidaceae*. Опубликованная в 1930 г. кариологическая работа Мийяи (Miyaji, 1930) была посвящена изучению всех родов *Berberidaceae*, кроме *Achlys* и *Leontice*. Японский исследователь на основе кариологических данных разделил сем. *Berberidaceae* на три подсемейства: *Berberidoideae*, *Podophylloideae* и *Hydrastioideae*. В настоящее время *Glaucidium* и *Hydrastis* исключаются всеми систематиками из *Berberidaceae* и поэтому в дальнейшем данные по этим родам мы обсуждать не будем.

В своей работе Мийяи указывает, что основное число $x=10$ (*Nandina*) является первоначальным и другие основные хромосомные числа ($x=8$, 7, 6), вероятно, произошли от него путем элиминации хромосом. Автор подчеркивает, что различия по длине хромосом внутри кариотипа, а также тип раскрывания пыльника (клапаном) у *Diphylleia* указывают на продвинутость этого рода по сравнению с *Podophyllum*. Род *Epimedium* ($x=6$) Мийяи считает самым молодым среди травянистых *Berberidaceae*; об этом же писал и Тишлер (Tischler, 1902), ссылаясь также на широкое географическое распространение рода.

Упомянутые выше кариологические работы были выполнены на микротомных препаратах. К настоящему времени изучены кариотипы большинства таксонов *Berberidaceae* s. l. по методике давленых препаратов, обладающей рядом преимуществ по сравнению с первой. Как правило, изучение кариотипа было проведено в соматических клетках меристемы корней, что позволяет сравнивать полученные результаты.

В литературе отсутствуют данные о кариотипах видов *Epimedium*, произрастающих на территории СССР. Совершенно не исследован кариологически североамериканский род *Vancouveria*.

Целью настоящей работы явилось изучение кариотипов *Epimedium pinnatum*, *E. grandiflorum*, *Leontice ewersmannii*, *Podophyllum peltatum*, *P. hexandrum*, *P. emodi* и на основе полученных и литературных данных сравнительно-кариологическое исследование всего сем. *Berberidaceae* для выяснения филетических связей и эволюции кариотипа в данном семействе.

Материал и методика

Кариотипы *Epimedium*, *Leontice*, *Podophyllum* изучены на давленых препаратах меристемы кончиков корней. Корни *Epimedium pinnatum* были получены от растений, собранных нами в 1977 г. на территории ГССР. Корни *E. grandiflorum* взяты от растений, собранных В. Н. Васильевым в 1941 г. на Дальнем Востоке и культивируемых в настоящее время на территории Ботанического института им В. Л. Комарова АН СССР (БИН, Ленинград). Семена и корни *Podophyllum peltatum*, *P. hexandrum*, *P. emodi* были даны нам В. П. Богдановой, которой мы выражаем искреннюю благодарность. Виды *Podophyllum*, определенные В. П. Богдановой и полученные из питомника Монтеверде, в настоящее время культивируются в пос. Плодовое Ленинградской обл.

Материалом для изучения кариотипа *Leontice ewersmannii* послужили два клубня, собранные Н. М. Минаковым в 1973 г. на территории ТуркмССР. Пользуемся случаем выразить свою признательность В. К. Василевской, передавшей нам эти клубни, по просьбе которой они и были собраны.

Препараты приготовлены по принятой ранее методике (Косенко, 1977а). В качестве предобработки использовались колхицин и гидрооксихинолин. После холодного гидролиза в 50% HCl корни окрашивались по Фёльгену. Подсчет соматического числа хромосом и изучение их морфологии проводили на 8—10 метафазных пластинках каждого вида растений. Определяли средние размеры каждой пары хромосом. Вычисляли общую длину гаплоидного хромосомного набора и центромерный индекс ($J_ц$, %), т. е. отношение длины малого плеча ко всей длине хромосомы. На основании полученных данных построены кариограммы (рис. 1). В зависимости от величины центромерного индекса мы различаем 4 типа хромосом: метацентрические ($J_ц$, % =50—45), субметацентрические ($J_ц$, % =44—35), акроцентрические ($J_ц$, % =34—10) и субтелоцентрические ($J_ц$, % — менее 10).

Кроме того, проведен анализ имеющихся литературных данных по кариологии остальных видов *Berberidaceae* s.l., согласно принятой нами методике обработки результатов измерений.

Результаты исследования

Epimedium pinnatum Fisch., 2n = 12 (рис. 1, *a*, 2, *a*, табл. 1)

Вид изучен из четырех популяций СССР. На популяционном уровне кариотипические различия не выявлены.

Популяция № 1. ГССР, окрестности г. Сухуми, ущелье Келасури, смешанный лиственный лес, 19 IX 1977, В. С. Чупов, посевной № 285.

Популяция № 2. ГССР, окрестности г. Хоста, выше санатория «Прогресс», буково-грабовый лес, 18 X 1977, В. Н. Косенко, посевной № 304.

Популяция № 3. ГССР, Гагринский р-н, ущелье р. Бзыбь, 1955, А. А. Колаковский. Культивируется в Ботаническом саду г. Сухуми, посевной № 300.

Популяция № 4. ГССР, территория Батумского Ботанического сада, дикорастущий, 24 X 1977, В. Н. Косенко, посевной № 294.

Хромосомный набор представлен шестью парами хромосом величиной от 8.5 до 5.4 мкм, среди которых 4 пары (I, III, IV и VI) субметацентрические и 2 пары (II и V) акроцентрические. Вторая по величине акроцентрическая пара хромосом имеет вторичную перетяжку, расположенную на большом плече у проксимального конца. Общая длина хромосом гаплоидного набора 41.2 мкм. Описание кариотипа дается впервые.

Epimedium grandiflorum Morr., 2n = 12 (рис. 1, 2, *б*, *б*; табл. 1)

Этот вид распространен в Японии и на территории СССР (Дальний Восток). Нами изучен кариотип *E. grandiflorum*, собранного с территории СССР: Дальний Восток, 1941, В. Н. Васильев.

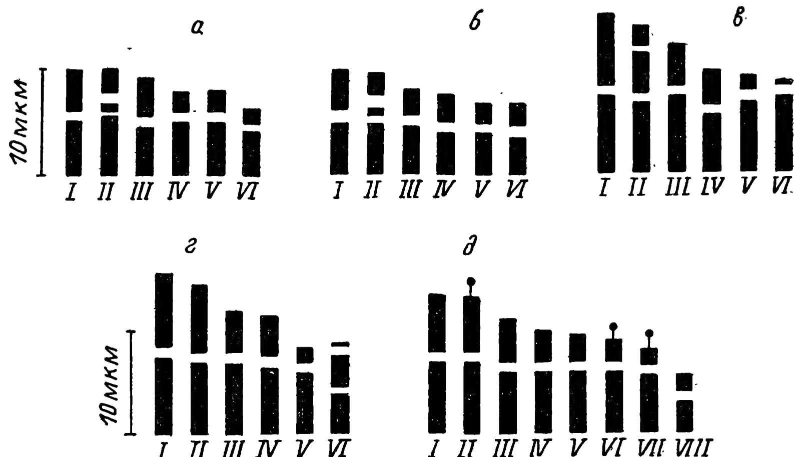


Рис. 1. Кариограммы изученных видов *Epimedium*, *Podophyllum* и *Leontice*.

а — *Epimedium pinnatum* Fisch., *б* — *E. grandiflorum* Morr., *в* — *Podophyllum hexandrum* Royle, *г* — *P. peltatum* L., *д* — *Leontice ewersmannii* Bunge.

Кариотип характеризуется шестью парами хромосом, размером от 8.7 до 5.2 мкм, среди которых I и III пары субметацентрические, а остальные 4 пары акроцентрические. У II пары акроцентрических хромосом выявлена вторичная перетяжка на большом плече вблизи центромеры. Общая длина хромосом гаплоидного набора 44.8 мкм. Данное описание кариотипа соответствует сделанному Куроки (Kuroki, 1968).

Podophyllum peltatum **L., 2n = 12 (рис. 1, *г*, 3, *б*; табл. 1)**

Место сбора: Ленинградская обл., пос. Плодовое, экспериментальный участок БИНа, культивируется, 1976, В. П. Богданова.

Хромосомный набор представлен шестью парами хромосом величиной от 14.9 до 7.1 мкм. Из них I и II пары метацентрические, III и IV субметацентрические, V акроцентрическая и VI субтелоцентрическая. У субтелоцентрических хромосом выявлена вторичная перетяжка, расположенная примерно в центре большого плеча хромосомы. Малое плечо VI пары субтелоцентрических хромосом практически не измеримо, выражено точкой. Общая длина хромосом гаплоидного набора 64.6 мкм.

Полученные нами данные об общей длине гаплоидного хромосомного набора и частично о морфологии хромосом *P. peltatum* соответствуют выводам предыдущих исследователей (Newmann, 1959; Mühling, Wilson,



Рис. 2. Метафазные пластинки видов *Epimedium*.

а — *E. pinnatum* Fisch., *б* — *E. grandiflorum* Morr.

ТАБЛИЦА 1

Размеры хромосом (в мкм) видов *Epimedium* и *Podophyllum*

Хромосомы	*E. pinnatum*			*E. grandiflorum*		
	длина плеч хромосомы	общая длина хромосомы	$J_{ц}$, % **	длина плеч хромосомы	общая длина хромосомы	$J_{ц}$, %
I	4.8—3.7	8.5	43	5.0—3.7	8.7	41
II	(5.0—0.4) *—2.2	7.6	29	(5.6—0.6)—2.5	8.5	28
III	4.5—2.7	7.2	37	4.6—3.7	8.3	44
IV	4.0—2.8	6.8	41	5.0—2.1	7.1	30
V	4.0—1.7	5.7	30	5.0—1.8	6.8	27
VI	3.5—1.9	5.4	35	4.0—1.2	5.2	23

Хромосомы	*P. peltatum*			*P. hexandrum*		
	длина плеч хромосомы	общая длина хромосомы	$J_{ц}$, %	длина плеч хромосомы	общая длина хромосомы	$J_{ц}$, %
I	7.7—7.2	14.9	48	7.6—7.0	14.6	45
II	7.2—6.6	13.8	47	7.2—(4.2—1.8)	13.2	48
III	6.9—3.8	10.7	35	7.5—4.1	11.6	35
IV	6.6—3.8	10.4	36	5.5—3.3	8.8	37
V	6.1—1.6	7.7	20	7.2—1.2	8.4	14
VI	(3.8—3.3)— ***	7.1	—	7.7—	7.7	—

* Хромосомы со вторичными перетяжками.
** Величина центромерного индекса в процентах.
*** Малое плечо хромосомы, которое выражено точкой и практически не измеримо.

1961). Вышеуказанные авторы изучали мейоз у *P. peltatum* и выделили внутри кариотипа этого вида три морфологических типа хромосом: метацентрические, субметацентрические и субтелоцентрические. Мюлинг и Вильсон указывают на наличие в кариотипе *P. peltatum* нескольких пар хромосом со вторичными перетяжками, нам же удалось выявить вторичные перетяжки только у самой малой субтелоцентрической пары хромосом. Кроме того, в хромосомном наборе *P. peltatum* мы обнаружили акроцентрическую пару хромосом (V), которая ранее была описана как субтелоцентрическая.

Podophyllum emodi Wall. и *Podophyllum hexandrum* Royle, 2n = 12 (рис. 1, *в*, 3, *а*; табл. 1)

Место сбора. Ленинградская обл., пос. Плодовое, экспериментальный участок БИНа, культивируется, 1976, В. П. Богданова.

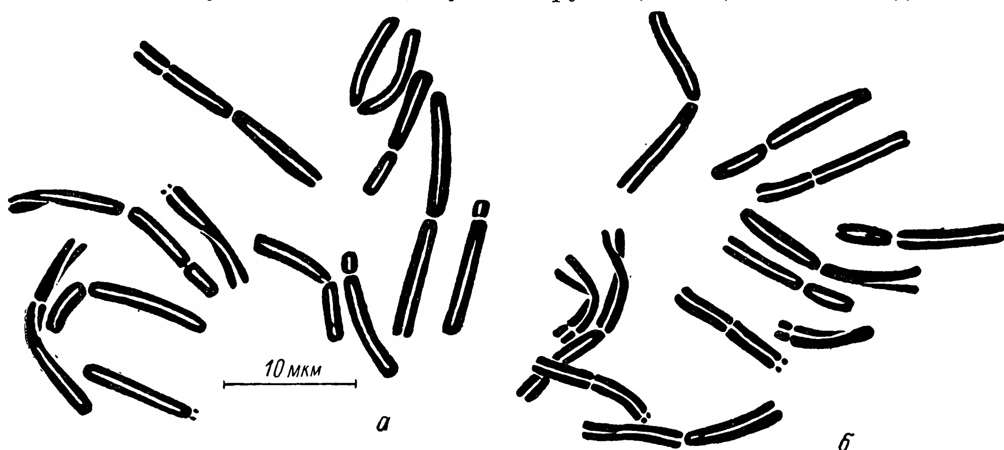


Рис. 3. Метафазные пластинки видов *Podophyllum*.
а — *P. hexandrum* Royle, *б* — *P. peltatum* L.

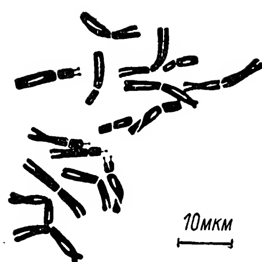


Рис. 4. Метафазная пластинка *Leontice ewersmannii* Bunge, собранного в пос. Кара-Кала.

Эти два вида *Podophyllum* не различаются между собой по кариотипу и отличаются от кариотипа *P. peltatum* лишь по числу и расположению вторичных перетяжек на хромосомах. В хромосомных наборах *P. emodi* и *P. hexandrum* на одном из плеч II метацентрической пары хромосом выявлена вторичная перетяжка, в то время как у *P. peltatum* вторичная перетяжка располагается на VI паре хромосом. По общей длине хромосом гаплоидного набора изученные нами виды *Podophyllum* различий не имеют.

В отличие от данных Курозава (Kurosawa, 1971) нам не удалось выявить вторичные перетяжки у IV пары хромосом и обнаружить В-хромосомы в кариотипе *P. hexandrum*, но в то же время наши результаты подтверждают мнение японского исследователя о том, что *P. emodi* не отличается по кариотипу от *P. hexandrum* и что первый следует рассматривать как разновидность *P. hexandrum* (*P. hexandrum* var. *emodi*). Этой же точки зрения придерживаются и современные систематики (Селиванова-Городкова, 1969).

Leontice ewersmannii Bunge, 2n=12 (рис. 1, д, 4; табл. 2)

Достаточно подробно кариотип *L. ewersmannii* изучен на уровне популяций. Было установлено, что *L. ewersmannii* является автотетраплоидом с 2n=32 (Косенко, 1977б). На популяционном уровне кариотипические различия не обнаружены. Описанный ранее кариотип *L. ewersmannii* мы принимаем за типичный кариотип этого вида (Косенко, 1977б). В настоящее время в нашем распоряжении оказались два клубня *L. ewersmannii*, собранные еще из одной популяции с территории СССР.

ТАБЛИЦА 2

Размеры хромосом (в мкм) *Leontice ewersmannii* Bunge

	Кариотип растений из Кара-Кала 2n = 16			Типичный кариотип 2n=32		
хромосомы	длина плеч хромосомы	общая длина хромосомы	$J_ц$, %	длина плеч хромосомы	общая длина хромосомы	$J_ц$, %
I	7.2—6.0	13.2	45	7.3—5.5	12.8	43
II	S 7.1—5.5	12.6	43	6.8—5.6	12.4	45
III	5.9—4.4	10.3	42	6.5—3.3	9.8	34
IV	5.9—3.1	9.0	38	6.9—2.4	9.3	26
V	5.9—2.3	8.1	28	7.1—2.0	9.1	22
VI	S 5.9—1.9	7.8	24	S 6.5—2.0	8.5	23
VII	S 5.8—1.7	7.5	22	S 6.3—2.0	8.3	24
VIII	3.1—1.9	5.0	38	3.5—2.3	5.8	40

Примечание. S — спутничные хромосомы.

Место сбора: Туркм. ССР, пос. Кара-Кала, 1973, Н. М. Минаков, посевной № 173.

Судить о морфологических признаках присланных растений мы не можем, так как отсутствует гербарий этих растений. Основываясь на «Флоре Туркмении» (Федченко, 1948), в которой другие виды *Leontice* отсутствуют, мы принимаем полученные растения за *L. ewersmannii*. Величина и форма клубней данных растений не отличается от *L. ewersmannii* Bunge.

Хромосомный набор состоит из восьми пар хромосом размером от 12.5 до 5.0 мкм. В наборе выявлены метацентрические I, субметацентрические II, III, IV и VIII и акроцентрические V, VI и VII пары хромосом. У трех пар хромосом обнаружены мелкие точечные спутники. Спутничными являются II, VI и VII пары хромосом. Общая длина хромосом гаплоидного набора 73.5 мкм. Кариотип растений из этой популяции отличается от типичного кариотипа *L. ewersmannii* соматическим числом хромосом (2n=16) и морфологией III и IV пары хромосом, являясь более симметричным, и наличием спутника у II хромосомной пары.

При сравнении же кариотипа этой популяции *L. ewersmannii* с кариотипами ранее изученных видов *Leontice* (Tören, 1962; Маркова, 1969; Косенко, 1977а, б) можно отметить, что различия на уровне кариотипа внутри *L. ewersmannii* такие же, как и между отдельными видами *Leontice*. Полученные кариологические данные указывают на необходимость детального морфологического изучения растений *L. ewersmannii* из пос. Кара-Кала.

Обсуждение результатов

Epimedium L.

Род *Epimedium* насчитывает около 23 видов (Stearn, 1938), обитающих в основном в Восточной и Юго-Восточной Азии. К настоящему времени кариологически изучены 5 видов: *E. diphyllum* (Morr. et Decne.) Lodd. (Kurita, 1956; Koyama, 1965; Kuroki, 1967), *E. grandiflorum* Morr. (Koyama, 1965, Kuroki, 1968), *E. kitamuranum* Yamanaka (Kuroki, 1970), *E. koreanum* Nakai (Koyama, 1965; Kuroki, 1967), *E. sempervirens* Nakai (Koyama, 1965; Kuroki, 1970).[1]

На основании проведенного нами кариологического изучения *E. pinnatum* и *E. grandiflorum* и литературных данных по кариологии этого рода (Kurita, 1956; Koyama, 1965; Kuroki, 1967, 1968, 1970) можно сделать вывод, что все виды *Epimedium* являются диплоидами, имеют одно основное число хромосом (x=6) и близки по морфологии хромосом. В хромосомных наборах большинства видов *Epimedium* имеются метацентрические, субметацентрические и акроцентрические хромосомы. В кариотипах описанных нами видов *Epimedium* отсутствуют метацентрические хромосомы, что, возможно, объясняется неравномерностью сокращения хромосомных плеч.

Во всех кариотипах выявлена одна пара хромосом со вторичной перетяжкой, чаще это вторая по величине хромосомная пара. Вторичная перетяжка находится на большом плече хромосомы вблизи центромеры. По данным Койямы (Koyama, 1965), вторичную перетяжку имеет и III пара хромосом у *E. grandiflorum*, *E. koreanum*, *E. diphyllum*, *E. sempervirens*. Этот же автор указывает на гетероморфность по вторичной перетяжке V хромосомы у *E. grandiflorum* и *E. koreanum*. По общей длине хромосом гаплоидного набора виды *Epimedium* практически не различаются. Существующие незначительные расхождения между нашими и литературными данными в отношении общей длины гаплоидного набора объясняются различной предобработкой.

В целом род *Epimedium* характеризуется хромосомами длиной от 6.8 до 4.9 мкм.

Podophyllum L.

Род *Podophyllum* включает от 6 (Buchheim, 1964) до 10 (Willis, 1966) видов. Из них только *P. peltatum* произрастает в Северной Америке, а остальные виды *Podophyllum* распространены от восточных Гималаев до Китая и Японии. Кариологически изучены следующие виды *Podophyllum*: *P. peltatum* (Newmann, 1959; Mühling, Wilson, 1961), *P. pleianthum* Nance и *P. emodi* Wall. (Kuroki, 1965), *P. hexandrum* Royle (Kurosawa,

---

[1] Названия видов приводятся по «Флоре Японии» (Ohwi, 1965). В настоящей работе приведены результаты исследования по 2 видам *Epimedium*.

1971). В данной работе исследованы кариотипы *P. peltatum*, *P. emodi*, *P. hexandrum*.

При сравнении всего имеющегося материала по кариологии рода *Podophyllum* можно заметить, что виды этого рода незначительно отличаются друг от друга. Все виды *Podophyllum* имеют одно основное число хромосом (x=6), все они — диплоиды. Хромосомы крупные — от 14.7 до 7.5 мкм (наши измерения). В кариотипах выявлены метацентрические (2 пары), субметацентрические (1—2 пары), акроцентрические (1—2 пары) и субтелоцентрические (1 пара) хромосомы. В хромосомных наборах *P. peltatum*, *P. emodi*, *P. hexandrum*, *P. pleianthum* имеется, как правило, одна пара хромосом с вторичной перетяжкой. У *P. peltatum* вторичную перетяжку имеет VI пара хромосом, у остальных видов — II метацентрическая пара хромосом. Пожалуй, незначительно большей длиной хромосом гаплоидного набора характеризуется *P. pleianthum* (70.7 мкм), в то время как для остальных видов *Podophyllum* эта величина равна 64.5 мкм (наши данные) и 60.0 мкм (литературные данные).

Leontice L.

Род *Leontice* представлен четырьмя видами, приуроченными к горным районам Кавказа, Малой и Средней Азии, Балканского полуострова и Северной Африки. Кариологически изучены все виды *Leontice* (Tören, 1962; Маркова, 1969; Косенко, 1977а, б).

В целом род *Leontice* характеризуется основным числом хромосом x=8. Соматическое число хромосом у отдельных видов варьирует, встречаются диплоиды (2n=16) и тетраплоиды (2n=32), причем *L. ewersmannii* является автотетраплоидом, а *L. incerta* — аллополиплоидом. В кариотипах всех видов *Leontice* выявлены спутничные акроцентрические хромосомы. Хромосомы длинные — от 13.7 до 6.5 мкм. Для данного рода характерна кариотипическая изменчивость, проявляющаяся в гетероморфности отдельных хромосом набора.

Gymnospermium Spach

По морфологическим признакам данный род очень близок к роду *Leontice*. Род *Gymnospermium* был описан Спашем в 1839 г. (цит. по: Тахтаджян, 1970б), однако до недавнего времени он рассматривался в объеме рода *Leontice*. Лишь в 1970 г. (Тахтаджян, 1970б) было восстановлено название рода *Gymnospermium* и отмечены признаки, на основе которых различаются роды *Leontice* и *Gymnospermium*.

Из шести видов *Gymnospermium* (Тахтаджян, 1970б) кариологически изучены пять (Косенко, 1977а, б). Виды *Gymnospermium* имеют одно основное число хромосом (x=8) и все являются диплоидами (2n=16). Род в целом характеризуется хромосомами величиной от 15.9 до 6.6 мкм. В кариотипах видов *Gymnospermium* выявлены как спутничные хромосомы, так и хромосомы с вторичными перетяжками. По кариологическим признакам роды *Leontice* и *Gymnospermium* также близки и можно даже проследить эволюцию отдельных видов внутри этих родов (рис. 5).

Пожалуй самым примитивным кариотипом обладает *L. leontopetalum* L. с гаплоидным числом n=8. Это диплоид со спутничными хромосомами в наборе. От такого кариотипа в трех направлениях могла идти дальнейшая эволюция: автополиплоидные и аллополиплоидные виды *Leontice* и виды *Gymnospermium* со спутничными хромосомами и соматическим числом 2n=16 (*G. darwasicum*, *G. odessanum*). Следующим этапом кариотипической эволюции могло быть появление, кроме спутничных, хромосом с вторичными перетяжками (*G. albertii*). Самыми молодыми, эволюционно продвинутыми в этом ряду являются *G. smirnovii* и *G. altaicum*, в кариотипах которых обнаружены только хромосомы со вторичными перетяжками. По величине центромерного индекса виды *Leontice* и *Gymnospermium* очень близки (метацентрические, субметацентрические и акроцентрические хромосомы). Этот показатель не может быть использован при рассмотрении эволюции кариотипа в данной группе растений. По-ви-

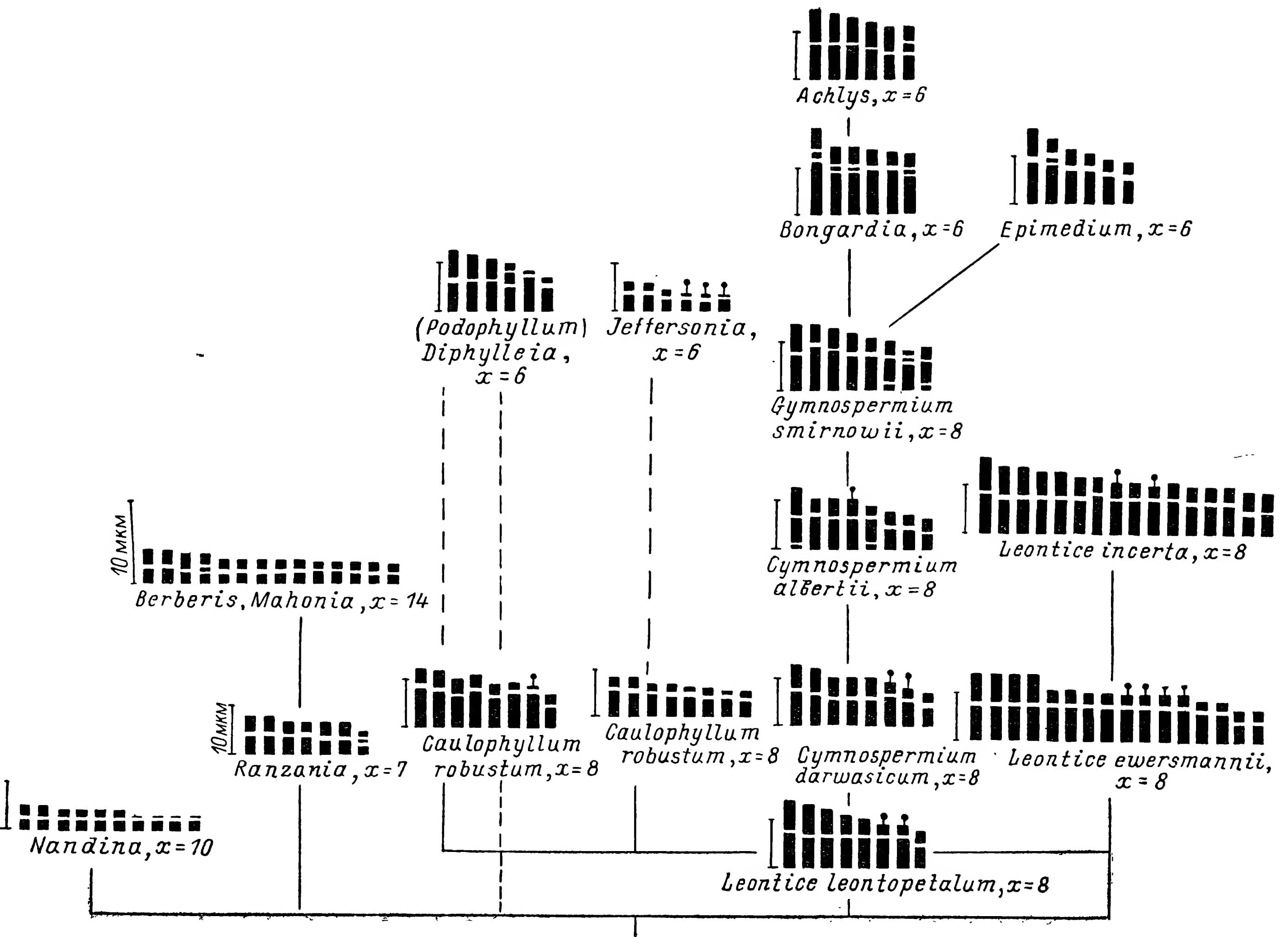


Рис. 5. Схема возможной кариотипической эволюции внутри семейства *Berberidaceae* s. l.

Приведены гаплоидные наборы хромосом.

димому, эволюционные преобразования в кариотипах *Leontice* и *Gymnospermium* происходили только за счет незначительных хромосомных перестроек.

Bongardia C. A. Mey.

Данный род является монотипным — единственный его вид *B. chrysogonum* (L.) Boiss. в основном распространен в засушливых горных районах Закавказья, Малой и Средней Азии. Кариотип этого вида достаточно подробно изучен на уровне популяций (Tören, 1950, 1954; Косенко, 1977а).

Хромосомный набор *Bongardia* отличается от кариотипов *Leontice* и *Gymnospermium* иным основным числом (x=6) и наличием только диплоидных форм. У четырех пар хромосом *Bongardia* имеются вторичные перетяжки, локализованные в области центромеры. Хромосомы *Bongardia* самые длинные в сем. *Berberidaceae* (16.7—11.1 мкм). Кариотип этого рода представлен только акроцентрическими хромосомами.

Caulophyllum Michx.

Кариологически изучены оба вида: азиатский — *C. robustum* Maxim. (Kuroki, 1965; Kawano, Jhara, 1967) и североамериканский — *C. thalictroides* (L.) Michx. (Moore, 1963). Внутри *C. robustum* выявлены различия по кариотипу на уровне популяций (по морфологии VII пары хромосом и по общей длине гаплоидного хромосомного набора). Изучение кариотипа *C. thalictroides* было проведено в клетках меристемы листа, в то время как у *C. robustum* определяли число хромосом и изучали их морфологию в клетках меристемы корня.

Основываясь на морфологии хромосом, можно отметить, что кариотип *C. thalictroides* является более симметричным за счет присутствия в нем двух пар метацентрических хромосом. Ввиду того, что кариотип *C. robustum* изучен только из двух популяций, мы не можем решить, какой из двух описанных кариотипов является типичным для данного вида *Caulophyllum*. Но в целом можно указать на то, что в хромосомном наборе *C. robustum* появляется пара субтелоцентрических хромосом, которая отсутствовала в кариотипе морфологически близкого ему рода *Leontice*. По длине хромосом существенных различий между родами *Leontice* и *Caulophyllum* нет, но кариотип последнего более асимметричный.

Diphylleia L. C. Rich.

Род насчитывает три вида: *D. grayi* Fr. Schmidt, растущий в высокогорных областях Центральной и Северной Японии, а также на о. Сахалин; *D. cymosa* Michx., распространенный на востоке Северной Америки, и китайский вид *D. sinensis* Li. Кариологически изучен только *D. grayi* (Kurita, 1956; Kuroki, 1967). Данные авторов о кариотипе *D. grayi* полностью совпадают.

Диплоидный вид *D. grayi* имеет основное число хромосом x=6, хромосомы длинные (13.6—6.9 мкм), у IV субметацентрической пары хромосом выявлена вторичная перетяжка на малом плече, ближе к дистальному концу. В кариотипе обнаружены метацентрические, субметацентрические, акроцентрические и субтелоцентрические хромосомы. Род *Diphylleia* несомненно по кариотипу ближе всего к роду *Podophyllum* (x=6, диплоиды, вторичные перетяжки, метацентрические, субметацентрические, акроцентрические и субтелоцентрические хромосомы). Мы считаем обоснованным объединение их в одно сем. *Podophyllaceae* (Hutchinson, 1959; Тахтаджян, 1970а) или в подсем. *Podophylloideae* (Janchen, 1949).

Achlys DC.

Род *Achlys* представлен тремя видами (Fukuda, 1967; Fukuda, Baker, 1970): один японский *A. japonica* Maxim. и два североамериканских: *A. triphylla* (Smith) DC. и *A. californica* Fukuda et Baker (Fukuda, Baker, 1970). Кариологически изучены *A. japonica* и *A .triphylla*, которые характеризуются одним основным числом хромосом x=6. При этом *A. japonica*

является диплоидом (2n=12) (Kuroki, 1967; Fukuda, 1967), а *A. triphylla* — автотетраплоидом (2n=24) (Fukuda, 1967). Для рода характерны основное число хромосом x=6, симметричный кариотип, представленный в основном метацентрическими хромосомами, только VI пара является акроцентриком и имеет вторичную перетяжку на малом плече вблизи центромеры. Хромосомы крупные — от 13.3 до 8.9 мкм.

Jeffersonia Bart.

Этот род включает два вида: *J. dubia* Maxim. — распространена в Юго-Восточной Маньчжурии, соседних областях п-ва Корея и Восточной Сибири — и *J. diphylla* (L.) Pers., которая произрастает в северных районах Северной Америки. Кариологически изучен только *J. dubia* (Kurita, 1956). Кариотип *J. dubia* характеризуется мелкими хромосомами — от 4.8 до 2.3 мкм, основным числом x=6. В хромосомном наборе выявлены субметацентрические (2 пары), акроцентрические (3 пары) и субтелоцентрические (1 пара) хромосомы. Три пары хромосом (IV, V, VI) являются спутничными. Спутник маленький, точечного типа.

Nandina Thunb.

Японский монотипный род *N. domestica* Thunb. характеризуется иным основным числом (x=10) и является диплоидом (2n=20) (Kuroki, 1967). Среди хромосом различаются 2 пары метацентрические, 3 пары субметацентрические и пять пар субтелоцентрические. Хромосомы очень мелкие — от 4.2 до 1.8 мкм.

Berberis L. и *Mahonia* Nutt.

Эти два рода морфологически очень близки, и некоторые систематики рассматривают *Mahonia* как секцию рода *Berberis* (Himmelbaur, 1913). Род *Berberis* насчитывает 496, а *Mahonia* — 110 видов, имеющих широкое географическое распространение (Ahrendt, 1961). Дермен (Dermen, 1931) определил соматическое число хромосом у 42 видов *Berberis* и 2 видов *Mahonia*. Виды *Berberis* и *Mahonia* имеют, как правило, одно соматическое число хромосом (2n=28), однако среди видов *Berberis*, кроме диплоидов, выявлены и тетраплоиды (2n=56): *B. buxifolia* Lam. (Tischler, 1928), *B. integerrima* Bunge (Dermen, 1931). А. П. Соколовская (1966) определила соматическое число хромосом у *B. amurensis* Rupr. (2n=42), который, вероятно, является гексаплоидом с основным числом x=7. Кариотипы описаны только у трех видов *Berberis* и двух видов *Mahonia* (Kuroki, 1967, 1968).

Для всех изученных видов *Berberis* и *Mahonia* характерны мелкие хромосомы величиной от 3.4 до 1.8 мкм. В кариотипах *B. thunbergii* DC. и *M. fortunei* Fedde у одной пары метацентрических хромосом на одном из плеч обнаружена вторичная перетяжка. По основному числу хромосом (x=14) (Kuroki, 1967, 1968) *Berberis* и *Mahonia* не различаются. В кариотипах обоих родов присутствуют метацентрические и субметацентрические хромосомы, но кариотип *Mahonia* является более асимметричным.

К сожалению, к настоящему времени кариологически изучено очень мало видов *Berberis* и *Mahonia*. Возможно, в пределах этих больших родов имеются диплоидные виды с 2n=14. Мелкие хромосомы кариотипов *Berberis* и *Mahonia* трудно идентифицируются, и на основе имеющихся данных нельзя достоверно установить основное хромосомное число этих родов.

Ranzania T. Ito

Кариотип монотипного японского рода *R. japonica* T. Ito изучен на уровне популяций двумя исследователями (Kurita, 1956; Kuroki, 1970). Род представлен диплоидным видом с основным хромосомным числом x=7. В кариотипе обнаружены метацентрические и субметацентрические хромосомы и выявлены вторичные перетяжки у VII пары хромосом. Хромосомы сравнительно мелкие — от 6.8 до 3.6 мкм.

Таким образом, к настоящему времени кариологически изучены все роды *Berberidaceae* s. l., кроме *Vancouveria*. Охарактеризовав на основе наших и имеющихся литературных данных кариотип каждого рода, попытаемся выяснить родственные отношения между ними и проследить эволюцию кариотипа в данном семействе. В результате проведенного нами сравнительно-кариологического изучения родов *Leontice*, *Gymnospermium*, *Bongardia*, *Epimedium* и *Podophyllum* и анализа литературных данных (измерение хромосом на рисунках отдельных работ, подсчет величины центромерного индекса, вычисление общей длины гаплоидного хромосомного набора и т. д.) обнаружено, что роды *Berberidaceae* s. l. очень хорошо отличаются друг от друга по кариотипу (рис. 5).

Среди *Berberidaceae* встречаются диплоиды, реже — тетраплоиды; обнаружены разные основные числа хромосом (x=6, 7,8,10,14!); в кариотипах выявлены спутничные хромосомы и хромосомы с вторичными перетяжками. Роды *Berberidaceae* очень различаются размером хромосом, самые мелкие хромосомы у *Berberis* и *Mahonia* (3.4—1.8 мкм), самые крупные — у *Bongardia* (16.7—11.1 мкм). Спутничные хромосомы почти всегда акроцентрические и спутник у всех видов *Berberidaceae* одного типа (точечный, маленький).

На основе кариологических данных мы считаем, что от предковой формы *Pro—Berberidaceae* берут начало три ветви развития (рис. 5):

1) x=10; хромосомы мелкие, субметацентрические и субтелоцентрические (*Nandina*).

2) x=14! 7; хромосомы мелкие и среднего размера, в кариотипах преобладают метацентрические хромосомы; обнаружены хромосомы с вторичными перетяжками (*Berberis*, *Mahonia*, *Ranzania*).

3) x=6, 8; хромосомы крупные (мелкие только у *Jeffersonia*); в кариотипах преобладают субметацентрические и акроцентрические хромосомы (редко встречаются субтелоцентрические хромосомы — *Podophyllum*, *Diphylleia*, *Caulophyllum robustum*); обнаружены как спутничные хромосомы, так и хромосомы со вторичными перетяжками (остальные роды травянистых *Berberidaceae*).

Полученные кариологические данные подтверждают точку зрения о выделении сем. *Nandinaceae* (Hutchinson, 1959; Тахтаджян, 1970a).

Род *Ranzania* по кариотипу ближе к *Berberis* и *Mahonia*, чем к остальным травянистым барбарисовым, что соответствует выводам Буххайма (Buchheim, 1964). *Berberis*, *Ranzania* и *Mahonia* сходны по морфологии хромосом, но различаются основным хромосомным числом. Основное число хромосом *Berberis* и *Mahonia* x=14 (x=7?), вероятно, получено путем удвоения хромосомного числа в хромосомном наборе типа *Ranzania* (x=7). По данным кариологии все травянистые *Berberidaceae*, кроме *Ranzania*, представляют самостоятельную ветвь развития, обозначенную Бровичем (Browicz, 1973) как *Podophyllaceae*. Внутри этой группы *Berberidaceae* можно представить эволюцию кариотипа. Схема возможной кариотипической эволюции сем. *Berberidaceae* s. l. построена с учетом всего комплекса морфологических признаков (рис. 5).

Вероятно, самым примитивным кариотипом обладают диплоидные виды *Leontice* (x=8; хромосомы длинные, метацентрические, субметацентрические и акроцентрические). Среди акроцентрических хромосом выявлены спутничные хромосомы. От хромосомного набора типа *L. leontopetalum* эволюция шла, по-видимому, в двух основных направлениях: а) появление в кариотипе хромосом со вторичными перетяжками при сохранении того же основного числа хромосом (x=8); незначительное уменьшение степени асимметрии хромосом; выявлены только диплоиды — *Gymnospermium*; б) появление в кариотипе субтелоцентрической пары хромосом и увеличение степени асимметрии отдельных хромосом набора при сохранении спутничных хромосом и того же основного числа (x=8), обнаружены только диплоидные виды — *Caulophyllum*.

В приведенной нами схеме даются две кариограммы *Caulophyllum robustum*, так как невозможно установить, какая из них является типичной для данного вида *Caulophyllum* (рис. 5).

Дальнейшая эволюция хромосомного набора типа *C. robustum* (кариотип, в котором выявлена субтелоцентрическая пара хромосом — Kawano, Ihara, 1967) могла привести к возникновению хромосомного набора типа *Podophyllum—Diphylleia* (появление двух пар субтелоцентрических хромосом и вторичных перетяжек, уменьшение основного числа — x=6). Не исключена возможность, что кариотип *Podophyllum—Diphylleia* возник независимо от остальных родов травянистых *Berberidaceae* s. l. и представляет собой самостоятельную четвертую линию развития. С другой стороны, уменьшение размера хромосом и основного числа (x=6), а также появление трех пар спутничных хромосом в хромосомном наборе типа *C. robustum* (более симметричный кариотип — Kuroki, 1965), вероятно, дает хромосомный набор типа *Jeffersonia*.

Так как кариотип *Caulophyllum* изучен недостаточно, вопрос о взаимоотношениях между родами *Caulophyllum*, *Podophyllum* и *Diphylleia*, *Jeffersonia* остается нерешенным. Следует подчеркнуть, что по кариологическим данным *Caulophyllum* дальше отстоит от *Leontice*, чем *Gymnospermium*.

Кариологически близкими родами являются *Bongardia* и *Epimedium* (одинаковое основное число, вторичные перетяжки вблизи центромеры). Однако кариотип *Epimedium* более симметричный, в нем, кроме акроцентрических хромосом, обнаружены субметацентрические, последние отсутствуют в кариотипе *Bongardia*. Кроме того, хромосомы *Epimedium* меньше по размеру. Хромосомный набор типов *Bongardia* и *Epimedium* мог образоваться путем хромосомных перестроек внутри кариотипа *Gymnospermium* при уменьшении его основного числа хромосом. По нашему мнению, эволюционно более продвинутым по сравнению с хромосомными наборами типов *Bongardia* и *Epimedium* является кариотип *Achlys*, характеризующийся x=6, большим числом метацентрических хромосом при сохранении одной хромосомной пары со вторичной перетяжкой.

На основе кариологических данных Мор (Moore, 1963) высказал предположение о родственных связях между родами *Epimedium*, *Ranzania* и *Caulophyllum*. Для выяснения этого вопроса он использовал в основном данные Лангле (Langlet, 1928) и Мийяи (Miyaji, 1930). Автор считает, что кариотип *Epimedium* является исходным, от которого, вероятно, посредством неправильных делений (misdivisions) произошли хромосомные наборы типа *Ranzania* и *Caulophyllum*. По мнению Мора, предложенная им схема согласуется с географическим распространением этих родов. Выводы Мора относительно пути эволюции кариотипа (на примере родов *Epimedium*, *Ranzania* и *Caulophyllum*) противоречат как данным Мийяи, так и нашим выводам.

ЛИТЕРАТУРА

Косенко В. Н. **1977а.** Сравнительно-кариологическое изучение трех родов семейства *Berberidaceae*. Бот. ж., 62, 2. — **1977б.** Сравнительно-кариологическое изучение *Leontice ewersmannii* Bunge и *L. incerta* Pall. (сем. *Berberidaceae*). Бот. ж., 62, 7. — **1978.** Сравнительно-кариологическое изучение *Gymnospermium altaicum* (Pall.) Spach и *G. darwasicum* (Regel) Takht. Бот. ж., 63, 8.

Маркова М. **1969.** Сравнително кариологично проучване на *Leontice leontopetalum* L., II нац. конф. по бот. Болгарск. Акад. на Науките. София.

Селиванова-Городкова Е. А. **1969.** О двух гималайских подофиллах (*Podophyllum* L.). Бот. ж., 54, 10.

Соколовская А. П. **1966.** Географическое распространение полиплоидных видов растений (исследование флоры Приморского Края). Вестн. ЛГУ, сер. биол., 3.

Тахтаджян А. Л. **1970а.** Происхождение и расселение цветковых растений. — **1970б.** О роде *Gymnospermium* Spach. Бот. ж., 55, 8.

Федченко Б. А. **1948.** *Berberidaceae*. Флора Туркмении, 3.

Ahrendt L. W. A. **1961.** *Berberis* and *Mahonia*. A taxonomic revision. J. Linn. Soc. (Bot.) London, 57.

Browicz K. **1973.** *Podophyllaceae*. Flora Iranica, 101/20, 12.

Buchheim G. 1964. *Berberidaceae.* In: A. Engler'. Syllabus der Pflanzenfamilien, 2.
Dermen H. 1931. A study of chromosome number in two genera of *Berberidaceae*: *Mahonia* and *Berberis.* Arnold Arbor., 12, 4.
Fukuda J. 1967. The biosystematics of *Achlys.* Taxon, 16, 4.
Fukuda J., H. Baker. 1970. *Achlys californica* (*Berberidaceae*) — a new species. Taxon, 19, 3.
Himmelbaur W. 1913. Die Berberidaceen und ihre Stellung im System. Eine phylogenetische Studie. Denks. Akad. Wiss., maht.-naturwiss. Kl., 89.
Hutchinson H. 1959. The families of flowering plants, 2.
Janchen E. 1949. Die systematische Gliederung der *Ranunculaceae* und *Berberidaceae.* Denks. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., 108, 4.
Kawano Sh., M. Ihara. 1967. Chromosome morphology of *Caulophyllum robustum* (*Podophyllaceae*) and its systematic implications. J. Jap. Bot., 42, 5.
Koyama H. 1965. Notes in the karyotypes of *Epimedium.* Acta Phytotax. et Geobot., 21, 3—4.
Kurita M. 1956. Karyotype studies in *Berberidaceae.* 1. Mem. Ehime Univ., Sect. II (Science), Ser. B, 11, 3.
Kuroki Y. 1965. Chromosome study in three species in *Berberidaceae.* Mem. Ehime Univ., Sect. II (Science), Ser. B, V, 2. — 1967. Chromosome study in seven species of *Berberidaceae.* Mem. Ehime Univ., Sect. II (Science), Ser. B, V, 4. — 1968. Chromosome study in five species of *Berberidaceae.* Mem. Ehime Univ., Science, Ser. B, VI, 1. — 1970. Chromosome study in four species of *Berberidaceae.* Mem. Ehime Univ., Science, Ser. B, VI, 3.
Kurosawa S. 1971. Cytological studies of some eastern Himalayan plants and their related species. The Flora of Eastern Himalayan.
Langlet O. 1928. Einige Beobachtungen über die Zytologie der Berberidaceen. Svensk. Bot. Tidskrift., 22, 11.
Miyaji Y. 1930. Beitrage zur Chromosomenphylogenie der *Berberidaceae.* Planta, 11, 4.
Moore R. J. 1963. Karyotype evolution in *Caulophyllum.* Canad. J. Gen. Cytol., 4, 5.
Mühling G. N., G. B. Wilson. 1961. The chromosomes of *Podophyllum peltatum.* Rodora, 63, 754.
Hewmann L. J. 1959. Chromosomal aberrations in *Podophyllum peltatum.* Evolution, 13, 2.
Ohwi J. 1965. Flora of Japan (in English).
Stearn W. T. 1938. *Epimedium* and *Vancouveria* (*Berberidaceae*). J. Linn. Soc. (Bot.), 51, 340. — 1964. *Berberidaceae.* Flora Europaea.
Tischler G. 1902. Berberidaceen und Podophyllaceen. Versuch ein morphologische-biologische Monographie. Engler's Bot. Jahrb., 31. — 1928. Über die Verwendung der Chromosomenzahl für phylogenetische Probleme bei den Angiospermen. Biol. Zentralbl., 48, 6.
Tören J. 1950. Les carakteres morphologiques, anatomiqies et cytologiques de *Bongardia chrysogonum* Boiss. Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul, Ser. B, 5, 3. — 1954. Recherches sur des ecotypes de *Bongardia chrysogonum* (L.) Boiss. Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul, Ser. B, 9, 2. — 1962. Recherches sur les *Berberidaceae* de la Turquie. II. Caracteres cytologiques du *Leontice leontopetalum* L. Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul, Ser. B, 27, 3—4.
Willis J. C. 1966. A dictionary of the flowering plants and ferns, 7. — 1973. A dictionary of the flowering plants and ferns, 8.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 27 X 1978.

SUMMARY

The description of karyotypes of six species from the family *Berberidaceae* is presented. The karyotype of *Epimedium pinnatum* Fisch., described for the first time, is characterized by the somatic number 2n=12 and by the presence of a secondary constriction in the second largest pair of chromosomes. The karyological characters of *E. grandiflorum* are very close to that of *E. pinnatum.* The karyotypes of *Podophyllum peltatum* L., *P. hexandrum* Royle and *P. emodi* Wall. have the same somatic number 2n=12; karyotypes of *P. hexandrum* and *P. emodi* do not differ. They differ from karyotype of *P. peltatum* by the presence and position of secondary constrictions on chromosomes. The chromosome set (number) of *Leontice ewersmannii* Bunge, studied in plants collected in Turkmenia (Kara-Kala) does not correspond to the typical karyotype of *L. ewersmannii* described earlier (Kosenko, 1977б). The table of phyletic relations within the family *Berberidaceae* s. l. based on karyological data, is given. Possible evolution of the karyotype within the family in question is examined.

УДК 001.8 : 634.0.232.4 : 581.526.533

Б. Н. Норин

ЗНАЧЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ИДЕЙ Б. Н. ГОРОДКОВА В ИССЛЕДОВАНИЯХ ЛЕСОТУНДРОВЫХ РЕДКОЛЕСИЙ (К 90-летию со дня рождения)

B. N. NORIN. THE IMPORTANCE OF SOME IDEAS BY B. N. GORODKOV IN STUDIE OF FOREST-TUNDRA OPEN WOODLANDS (TOWARDS HIS 90TH BIRTH ANNIVERSARY)

На основе идеи Б. Н. Городкова о комплексном строении крайнесеверных редколесий анализируется фитоценотическая структура лиственничных редколесий и редин самого северного в мире лесного массива Ары-Мас (Таймыр).

2 февраля 1980 г. исполняется 90 лет со дня рождения основоположника отечественного и мирового тундроведения Бориса Николаевича Городкова. Область его научных интересов как ботаника и географа была очень широкой, а оставленное им научное наследие — обширным (см.: Лавренко, Сочава, 1946; Тихомиров, 1954). В этом наследии особое место занимают работы, посвященные растительности предтундровых редколесий и проблеме безлесия тундры.

В статье мы не ставим задачу рассмотреть основные воззрения Б. Н. Городкова на природу предтундровых лесов и редколесий и тем более на проблему безлесия тундры, так как они достаточно известны не только исследователям, занимающимся изучением северного предела древесных пород, но и более широкому кругу ботаников. Наша задача — обратить внимание на некоторые, до сих пор не обсуждавшиеся идеи Б. Н. Городкова об изучении лесотундровых редколесий, высказанные им вскользь, попутно при рассмотрении других вопросов тундроведения, и попытаться развернуть эти идеи и иллюстрировать их полученным нами материалом.

Еще в 1929 г. Б. Н. Городков, обсуждая проблему безлесия тундры, отмечал, что чрезвычайно разреженные на северном пределе древесные насаждения «особенно любопытны как переходы между лесными формациями лесной зоны и безлесными тундрами. . . Переходные ассоциации, представляют особенный интерес для ботаника и географа» (Городков 1929; с. 225). Та же мысль высказывалась им несколько позднее в его широко известной работе «Растительность тундровой зоны СССР», в которой он писал: «В высшей степени любопытны растительные ассоциации южного предела тундровой зоны, где она постепенно переходит в лесную. Изучая их, мы подойдем к разрешению коренных вопросов генезиса тундр и тем самым к представлению о их характерных особенностях, отличающих тундры от других типов растительности» (Городков, 1935; с. 51).

Для того чтобы точнее представить идеи Б. Н. Городкова, мы дадим еще две цитаты из его работ, в которых несколько проясняется содержание приведенных выше выдержек. Рассматривая строение редкостойных лесов на восточноевропейском Севере и Севере Западной Сибири, он писал: «В моховых ельниках близ северного их предела обыкновенно наблюдаются мозаично вкрапленные безлесные участки, зарастающие кустарником. . . Они представляют *зачатки кустарниковой моховой тундры* (кур-

сив наш. — *Б. Н.*), и площадь их все более и более расширяется к северу, между тем как участки леса выпадают» (Городков, 1935; с. 38, 39). И еще: «Северные редколесья . . . относятся лишь *к лесам* (*при достаточном влиянии древесного яруса на нижние ярусы*) *или к комплексам* леса, тундры, болота, кустарников и пр. (курсив наш. — *Б. Н.*)» (Городков, 1938; с. 152).

Сказанное свидетельствует о том, что Б. Н. Городков представлял смену лесного типа растительности тундровым при переходе одной зоны в другую не как внезапное возникновение полностью сформированных тундровых сообществ среди лесных фитоценозов (или наоборот), а как постепенное их формирование. Вначале возникают лишь «зачатки», фрагменты тундровых сообществ, которые по мере продвижения к северу все более расширяются. Редколесья, которые в более южных районах представляют собой лесные сообщества (хотя и разреженные, но все же сообщества), в более северных районах становятся уже комплексами лесных фитоценозов с фитоценозами нелесных типов растительности, в том числе тундрового. Важное значение в таких превращениях принадлежит степени воздействия древесных пород на нижние ярусы редколесий — при достаточном их влиянии редколесья являются лесными сообществами, а при ослаблении влияния древесного яруса становятся комплексами сообществ. Таким образом, по Б. Н. Городкову, северные редколесья могут быть сложным образованием из сообществ ряда типов растительности. Б. Н. Городков видел суть этого явления, но как ботанико-географ он не занимался его изучением, поэтому его высказывания, приведенные нами выше, так и остались неразвернутыми. Однако значение данных идей в высшей степени важно не только для познания предтундровых редколесий, но и для развития общих теоретических положений тундроведения.

Имеющийся у нас материал, полученный при стационарных исследованиях лесотундровых редколесий на северо-востоке европейской части СССР и на п-ове Таймыр, позволяет рассмотреть явление перехода редколесий в тундры (или наоборот) более детально. Здесь мы приведем лишь данные по Таймыру, так как по восточноевропейскому Северу уже имеются публикации (Игнатенко, Норин, 1973; Норин, 1979), которые могут служить дополнительной иллюстрацией к высказываемым нами далее заключениям.

Проследим пространственную смену редколесий тундрами на примере растительного покрова урочища Ары-Мас (п-ов Таймыр), представляющего собой самый северный в мире массив редколесий, образованный одной древесной породой *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. При описании характеризуемых нами далее редколесий и редин выделялись по составу и строению нижних ярусов (кустарникового, травяно-кустарничкового и лишайниково-мохового) микрогруппировки (Ярошенко, 1931, 1961), которые на планах пробных площадок оконтурены пунктиром (рис. 1—5). О ранге этих микрогруппировок в каждом конкретном случае мы будем делать заключение после анализа их фитоценотического сложения. На рисунках-планах вокруг каждого дерева обозначено его фитогенное поле (Уранов, 1965), т. е. то пространство, в пределах которого дерево оказывает ценотическое влияние на другие растения. Размеры фитогенных полей в данных условиях исследовались В. А. Демьяновым (1978), который установил, что в редколесьях и рединах Ары-Маса лиственница оказывает ценотическое влияние на растения нижних ярусов в радиусе 3—4 м от ствола. Совершенно очевидно, что фитогенные поля не представляют собой идеальных кругов, как это изображено на рисунках, имеют сложную конфигурацию в зависимости от формы кроны дерева и формы распространения его корневой системы. Однако для наших общих выводов такая идеализация формы фитогенного поля вполне допустима, так как значение при этом имеют в основном его размеры. В таблицах мы даем не полный видовой состав микрогруппировок, а только площади всех их синузий, называя последние по доминирующим в них растениям. При этом мы исходим

из того, что в растительных группировках существенное фитоценотическое значение имеют не слабо представленные виды, а виды, в той или иной степени доминирующие, образующие синузии. Кроме того, ранее нами было показано (Норин, 1974), что фитоценоз представляет собой систему именно синузий, а не отдельных растений.

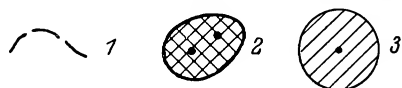
Прежде чем переходить к анализу фактического материала, изложим кратко некоторые теоретические предпосылки, детальное обоснование которых дано нами ранее (Норин, 1979).

Растительным сообществом (фитоценозом) мы считаем ценотически обусловленную группировку растений, в которой состав и соотношение обилий (масс, количества особей) растений в той или иной мере регулируются конкуренцией и средообразованием эдификаторной синузии, образующей в определенной амплитуде экологических условий определенный набор положительно связанных с ней подчиненных синузий.

Исходя из ценотической сущности растительного сообщества, можно сказать, что состав и строение последнего определяются эдификатором (эдификаторной синузией) на основе набора синузий, лимитированного экологическими условиями местообитания. Определяющий вид связи компонентов сообщества — средообразование и конкуренция его эдификатора. Средообразование нередко охватывает пространство, более широкое, чем поле конкуренции эдификатора, т. е. распространяется на соседние сообщества. Такое средообразование может быть и ценотически значимым, т. е. оказывающим влияние на состав и строение соседних фитоценозов, но это будет уже межценозное взаимодействие, влияние одного сообщества в целом на другое без участия конкуренции, являющейся основным свойством сообщества. В случаях, когда в группировке имеется ценотический отбор растений, но эдификатор представлен одной особью или небольшой группой особей, эта группировка будет фрагментом сообщества.

В комплексе фитоценозов (или фрагментов фитоценозов, или синузий) единого эдификатора нет, но имеется ценотическое взаимодействие соседних фитоценозов (фрагментов фитоценозов, синузий) через изменение ими среды, т. е. такое взаимодействие, когда один из фитоценозов (или оба взаимно) оказывает влияние на состав другого. Возможны случаи, когда имеются ценотически значимые конкурентные взаимовлияния растений разных фитоценозов и особенно фрагментов разных фитоценозов, но вследствие того, что растения каждого фрагмента испытывают наибольшее воздействие своего эдификатора, они относятся к самостоятельным группировкам, образующим совместно комплекс.

В табл. 1 и на рис. 1 приводится строение лиственничного редколесья с довольно высокой сомкнутостью древесного яруса. В этом редколесье в I—VI группировках фитогенные поля лиственниц смыкаясь образуют единое ценотическое поле — древесный ярус является в них эдификатором. По составу и строению эти микрогруппировки очень близки, лишь несколько различаясь по сомкнутости багульникового яруса, по доле участия в мохово-лишайниковом покрове его основных доминантов — видов рода *Dicranum* и *Ptilidium ciliare*, а также по участию лишайников. В целом они представляют собой фрагменты единого фитоценоза — лиственничного редколесья багульникового дикраново-птилидиевого с лишайниками. От этих микрогруппировок — фрагментов указанного фитоценоза — резко отличаются контуры VII—IX, и прежде всего тем, что в них отсутствует древесный ярус. Они отличаются также резким падением доли багульника и значительным увеличением количества *Betula exilis* в кустарниковом ярусе. Фитогенные поля лиственниц из соседних группировок не захватывают этих группировок — лиственница не является здесь эдификатором, хотя отдельные ее корни проникают в данные группировки и конкурируют с корнями некоторых растений. Основное эдифицирующее влияние на эти группировки оказывает, вероятно, их главный компонент *Betula exilis*, имеющая очень высокое проективное покрытие, хотя несомненно, что окружающие лиственничные фитоценозы также оказывают известное средопреобразующее воздействие на пространство, занятое


1
2
3

данными кустарниковыми группировками (изменение снежного[1] и термического режимов, режима влажности почвы и др.). Эти кустарниковые группировки в связи со сказанным не могут считаться частями окружающих лиственничных фитоценозов — они являются самостоятельными фрагментами кустарниковых (ерниковых) сообществ. В целом же данное редколесье (исходя из изложенных выше теоретических предпосылок) является комплексом разреженных лесных лиственничных сообществ и фрагментов тундровых ерниковых фитоценозов. Фактически же структура этих редколесий еще более сложна. Внутри их лесного элемента существуют небольшие участки, где конкурентное ценотическое воздействие лиственницы почти исключено (см., например, рис. 1 контур IV), в связи с чем здесь создаются условия для возникновения и существования относительно автономных синузий или микрогруппировок — зачатков тундровых или иных фитоценозов. Сборными контурами (лесные+тундровые элементы) являются контуры X и XI (рис. 1, табл. 1) этого редколесья.

На рис. 2 и в табл. 2 дан пример редколесья со значительно большими площадями тундровых участков. Здесь видно хорошее совпадение границ контуров, выделенных на местности по визуальным признакам нижних ярусов редколесья, с границами фитогенных полей групп лиственниц, нанесенных на план в камеральных условиях. Лесным элементом этого редколесья являются контуры I, V, VIII, X. Они отличаются от тундрового элемента большим участием в покрове видов кустарникового яруса, меньшей ролью синузий травяно-кустарничкового яруса и синузий лишайников. В этом редколесье сохраняется еще большое перекрывание фитогенных полей лиственниц в их группах, что позволяет им значительно влиять в их общем ценотическом поле на состав нижних ярусов. Однако вне групп лиственниц существуют уже хорошо выраженные тундровые участки с господством среди цветковых *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* и *Cassiope tetragona.* Лесной элемент этой фитохоры, представленный фрагментами фитоценозов лиственницы, через изменение некоторых режимов среды воздействует на тундровые группировки «полян», однако последние, находясь вне фитогенных полей лиственницы, являются самостоятельными, но настолько, насколько являются самостоятельными в комплексе элементы, находящиеся в подчинении у ведущего элемента. Фрагменты лесных фитоценозов этого комплекса, вероятно, относятся к одной ассоциации, несмотря на некоторое различие в соотношении площадей их синузий. Тундровые контуры, если судить по данным табл. 2, казалось бы, также должны быть отнесены к одной ассоциации, но по имеющимся материалам невозможно решить, является ли каждый контур фитоценозом или же он представляет собой в свою очередь комплекс тундровых фитоценозов (или их фрагментов). Такие заключения могут быть получены только в результате анализа внутренней структуры данных тундровых группировок.

Еще большее разреживание древесного яруса в редколесьях ведет к дальнейшему ослаблению его влияния на нижние ярусы. На рис. 3 и в табл. 3 представлена фитохора лиственничного редколесья, в лесном элементе которой фитогенные поля лиственниц слабо перекрываются, значительное пространство занято тундровым элементом и присутствует болотный ценотический элемент. Фрагменты лесных фитоценозов (табл. 3, контуры I, V, VI, X) по составу и площадям синузий травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов почти не отличаются от тундровых

[1] Изменение снежного режима в редколесьях Ары-Маса по сравнению с открытыми тундрами хорошо показано в работе Н. В. Ловелиуса (1978).

Рис. 1. План пробной площади в багульниковом лиственничном редколесье. Таймыр, Ары-Мас. Площадь 20×40 м.

Здесь и на рис. 2—5: *1* — границы микрогруппировок, *2* — проекции крон лиственниц и положения их стволов, *3* — фитогенные поля лиственниц. *Римские цифры* — номера микрогруппировок; в дробях *числитель* — высота дерева (м), *знаменатель* — диаметр ствола на высоте 1.3 м (см).

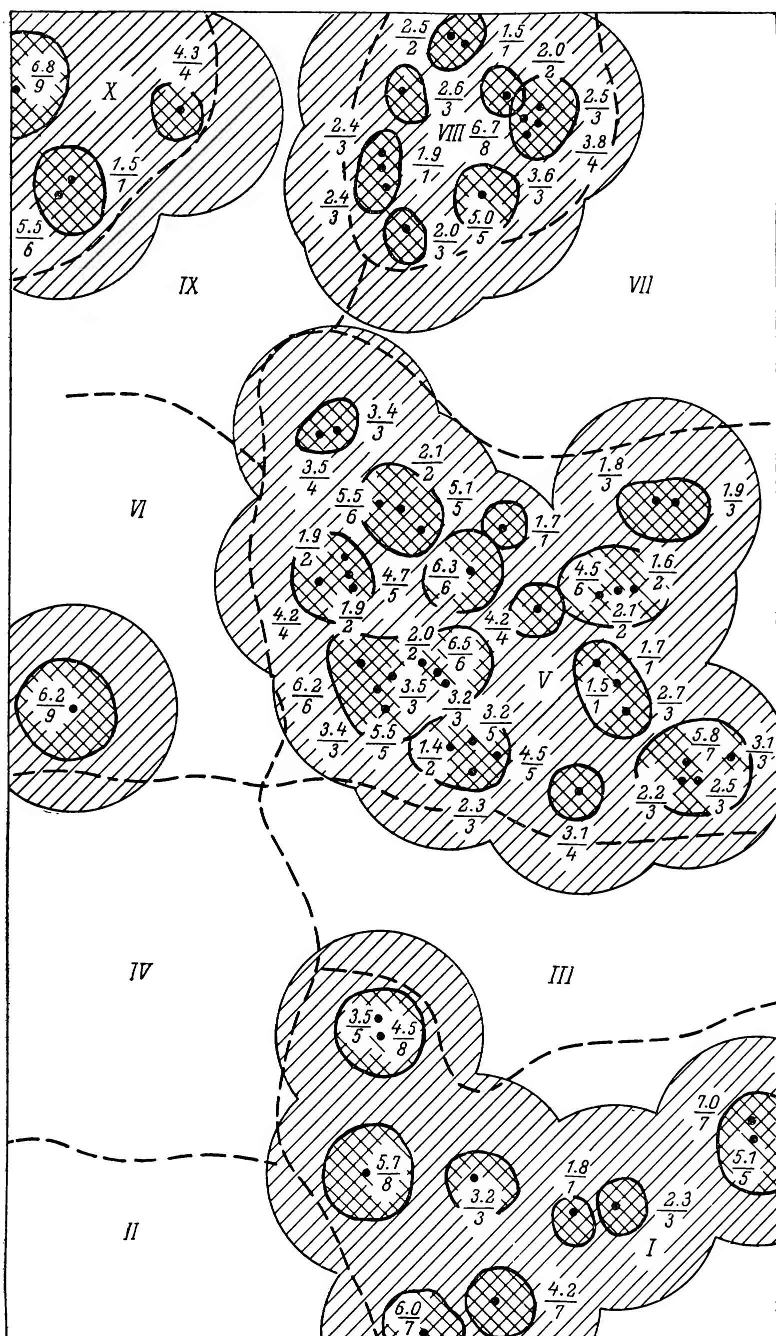


Рис. 2. План пробной площади в кассиопово-осоковом багульниковом лиственничном редколесье. Таймыр, Ары-Мас. Площадь 20×35 м.

ТАБЛИЦА 1

Площадь синузий (процент от общей площади контура) в багульниковом лиственничном редколесье

Ярусы и доминанты синузий	№ контура										
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
Кустарниковый ярус											
Betula exilis Sukacz.	1	1	1	3	1	1	50	50	90	40	10
Ledum decumbens (Ait.) Lodd. ex Steud.	70	60	90	90	50	80	10	3	1	20	30
Salix sp. sp.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	10	10
Травяно-кустарничковый ярус											
проективное покрытие	10	10	10	10	10	10	5	20	10	15	20
Carex ensifolia (Turcz. ex Gorodk.) ssp. *arctisibirica* Jurtz.	—	—	—	—	—	—	—	5	—	5	10
C. stans Drej.	—	—	—	—	—	—	—	10	—	5	—
Cassiope tetragona (L.) D. Don	—	1	—	—	1	—	+	—	—	—	—
Vaccinium uliginosum L. ssp. *microphyllum* Lange	1	+	—	—	+	+	—	—	—	—	3
V. vitis-idaea L. var. *minus* (Lodd.) Worosch.	5	5	5	5	5	5	+	3	5	5	5
Мохово-лишайниковый ярус											
проективное покрытие	90	90	90	90	90	95	90	80	90	90	90
Aulacomnium turgidum (Wahlenb.) Schwaegr.	10	10	10	1	+	3	5	5	+	10	20
Dicranum angustum Lindb., *D. congestum* Brid.	20	20	40	30	50	30	30	30	40	20	15
Drepanocladus uncinatus (Hedw.) Warnst.	—	—	—	—	—	—	—	5	—	—	—
Hylocomium splendens (Hedw.) B. S. G. var. *alaskanum* (Lesq. et James) Limpr.	1	—	—	—	—	—	—	—	—	15	—
Ptilidium ciliare (L.) Hampe	40	30	20	40	20	60	50	40	50	40	50
Sphagnum contortum K. F. Schultz	—	—	+	—	—	1	1	—	+	3	+
Tomenthypnum nitens (Hedw.) Loeske	1	3	—	+	+	—	1	—	+	—	1
Cetraria cucullata (Bellardi) Ach.	1	+	1	1	+	—	+	—	+	—	+
Cladina rangiferina (L.) Nyl.	3	5	5	10	10	+	+	+	—	—	1
C. arbuscula (Wallr.) Hale et W. Culb.	1	3	1	3	3	—	1	—	+	—	—
Cladonia sp. sp.	15	20	10	5	5	+	3	+	+	—	1
Dactylina arctica (Hook.) Nyl.	+	—	—	+	—	+	—	—	+	—	—

Примечание. Здесь и в табл. 2—5 знак плюс означает, что площадь синузии меньше 1%, знак минус — отсутствие синузии.

ТАБЛИЦА 2

Площадь синузий (процент от общей площади контура) в кассиопово-осоковом багульниковом лиственничном редколесье

Ярус и доминанты синузей	№ контура									
	I	V	VIII	X	II	III	IV	VI	VII	IX
Кустарниковый ярус										
Betula exilis	1	20	10	3	1	3	5	3	3	1
Ledum decumbens	15	10	20	10	+	—	+	—	1	3
Salix sp. sp.	1	1	10	3	1	3	—	3	3	1
Травяно-кустарничковый ярус										
проективное покрытие	5	5	15	10	25	10	20	30	25	30
Carex ensifolia ssp. *arctisibirica*	1	+	—	5	10	3	5	15	10	15

Ярусы и доминанты синузий	№ контура									
	I	V	VIII	X	II	III	IV	VI	VII	IX
Cassiope tetragona	3	—	5	—	15	3	15	15	15	15
Dryas punctata Juz.	—	—	—	—	+	—	+	—	—	—
Eriophorum vaginatum L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Vaccinium uliginosum ssp. *microphyllum*	—	—	—	+	+	3	+	1	—	—
V. vitis-idaea var. *minus*	1	5	10	3	+	+	+	+	+	+
Мохово-лишайниковый ярус										
проективное покрытие	95	90	90	95	90	90	90	95	90	90
Aulacomnium turgidum	50	50	40	50	10	60	20	30	20	20
Dicranum congestum	+	20	20	30	+	5	5	3	10	15
Drepanocladus uncinatus	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
Hylocomium splendens var. *alaskanum*	+	+	—	—	—	+	+	+	—	—
Ptilidium ciliare	40	20	15	15	40	20	30	40	40	30
Tomenthypnum nitens	—	+	+	—	10	—	5	—	+	—
Cetraria cucullata	3	—	3	+	5	+	5	10	3	3
Cladina rangiferina	1	1	1	—	5	+	5	5	10	10
C. arbuscula	1	—	1	—	10	+	5	1	1	10
Cladonia sp. sp.	3	1	3	+	10	3	15	5	5	3
Dactylina arctica	+	—	—	—	1	+	+	+	+	—

группировок (контуры III, VII, IX, XI, IV); заметное различие наблюдается лишь в кустарниковом ярусе — на тундровых участках господствует *Betula exilis*, тогда как в лесных преобладает *Ledum decumbens* (последний мы относим к кустарниковому ярусу в связи с выполняемой им ценотической ролью, аналогичной роли кустарников). В то же время почти все лесные контуры, как и тундровые, заметно отличаются друг от друга, в связи с чем при классификации они, вероятно, будут отнесены к разным ассоциациям. Это обстоятельство еще более усложняет комплексную структуру данной фитохоры редколесья.

Дальнейшее разреживание древесного яруса имеет следствием то, что редколесья переходят в редины, в которых отдельные деревья находятся на расстоянии 10—30 м друг от друга и фитогенные поля последних изолируются так, что уже не образуется общего ценотического поля нескольких деревьев. В результате воздействие лиственницы на нижние ярусы растительности ослабляется еще более. Сила этого влияния в значительной мере зависит от формы роста лиственницы (дерево, полустланик, стланик).

При высоко поднятых кронах лиственниц воздействие их на строение нижних ярусов минимальное. Учеты, проведенные в редине с такими формами роста лиственниц (рис. 4, табл. 4), не показали существенного ценотического влияния отдельных деревьев — вблизи них нет особых растительных группировок, в ряде случаев границы между тундровыми растительными группировками проходят прямо под кронами лиственниц. Это свидетельствует о том, что корневая конкуренция лиственницы не является в данных условиях ценотическим фактором, т. е. фактором, оказывающим существенное влияние на структуру растительных группировок. Лиственница здесь теряет эдификаторную роль, а тундровые группировки регулируются уже другими ценозообразователями. Однако лиственница как компонент растительного покрова, несомненно, конкурирует с другими растениями, хотя это, как мы уже отметили, для растительных группировок является влиянием второстепенным, ценотически несущественным. Фитогенные поля лиственниц, схематически изображенные на рис. 4, по-видимому не имеют здесь таких размеров, а ограничиваются очень малым подкроновым пространством или даже зоной непосредственно

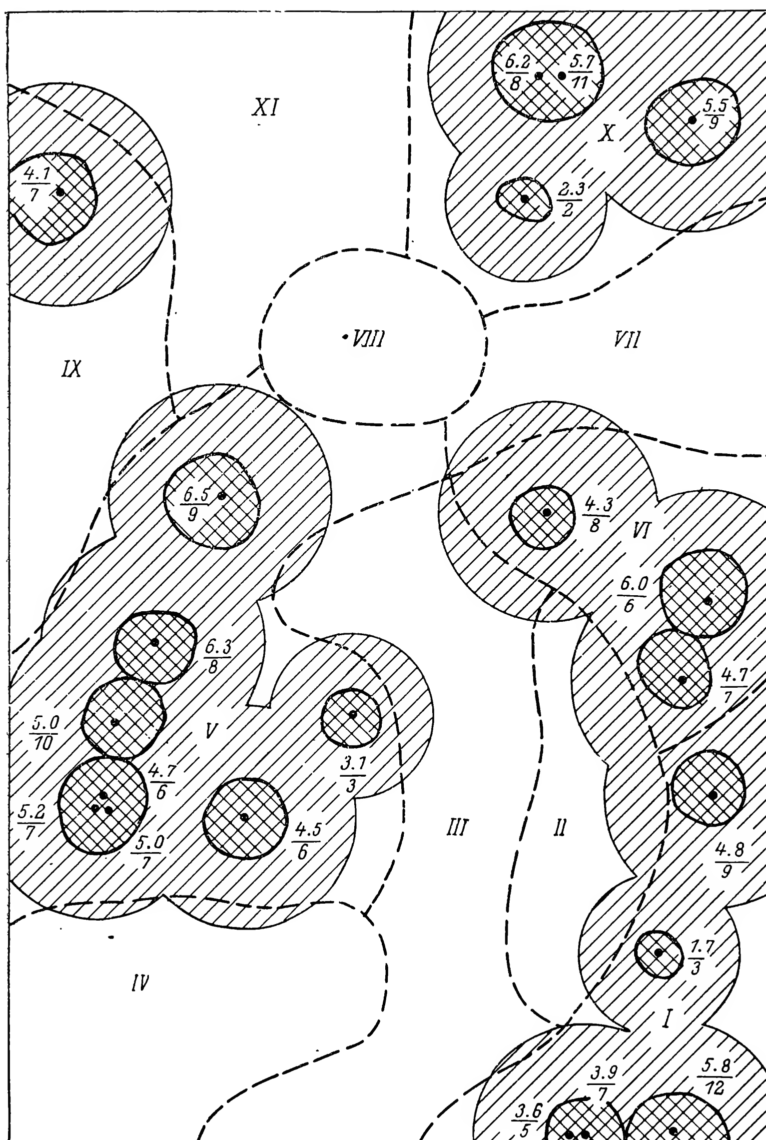


Рис. 3. План пробной площади в багульниково-ерниковом лиственничном редколесье. Таймыр, Ары-Мас. Площадь 20×30 м.

около стволов. О последнем свидетельствует то, что некоторые синузии, например *Vaccinium vitis-idaea*, *Drepanocladus uncinatus* и др., предпочтительно развиваются около стволов деревьев.

Такие редины, в связи с тем что лиственница в них окончательно теряет роль эдификатора (или же еще не приобрела этой роли), при классификационных построениях не могут относиться к редколесьям, т. е. к комплексам лесных и тундровых (или иных) фитоценозов, а являются в большинстве случаев комплексами различных тундр.

Иная структура растительного покрова редин создается, когда лиственница имеет форму полустланика. В таких случаях под широко распластанными кронами деревьев, принимающими кустовидную форму и имеющими большое количество слаборазвитых вертикальных стволиков, создаются растительные группировки, довольно резко отличающиеся от окружающих тундр (рис. 5, табл. 5, контуры III, VI). Эти фрагменты лесных сообществ, в которых эдификатор представлен одной сильно разросшейся особью лиственницы, занимают в фитохорах таких редин небольшую площадь

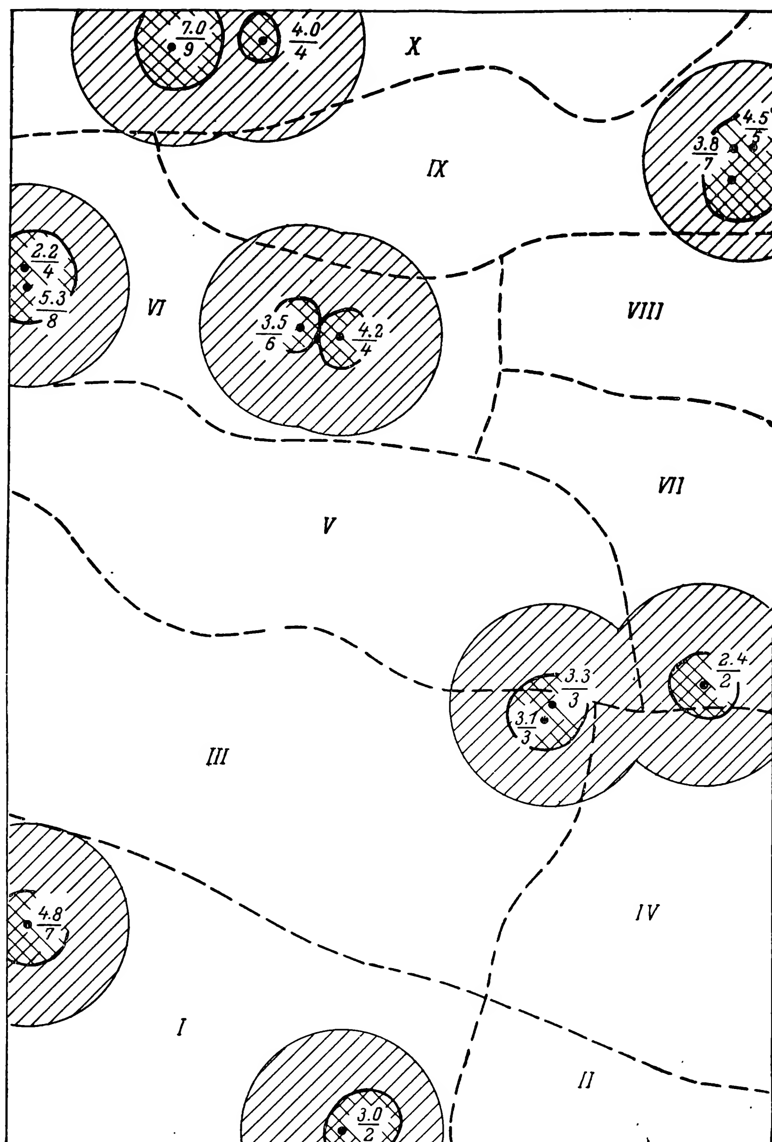


Рис. 4. План пробной площади в аулякомниево-птилидиевой лиственничной редине. Таймыр, Ары-Мас. Площадь 20×30 м.

и практически оказывают очень малое влияние на фитоценозы окружающих их тундр, в связи с чем данные редины все же должны рассматриваться как комплексы, но с преобладающей ролью в них тундр, и относиться к тундровому типу растительного покрова.

Таким образом, мы проследили постепенное возникновение среди фитоценозов лесного типа участков тундровой растительности — вначале в виде отдельных фрагментов и синузий, затем переходящих в чисто тундровых фитохорах в сформированные фитоценозы. Такой же переход, возможно даже более показательный, просматривается на этом же материале при смене тундровых фитохор лесными: существование лишь отдельных деревьев (иногда с привязанными к ним отдельными синузиями нижних ярусов) в фитохорах редин; возникновение лесных фрагментов среди тундровых, их укрупнение и переход к фитоценозам в фитохорах редколесий.

Данный материал дает основание для некоторых обобщений. Прежде всего следует отметить, что в растительном покрове лесотундры очень

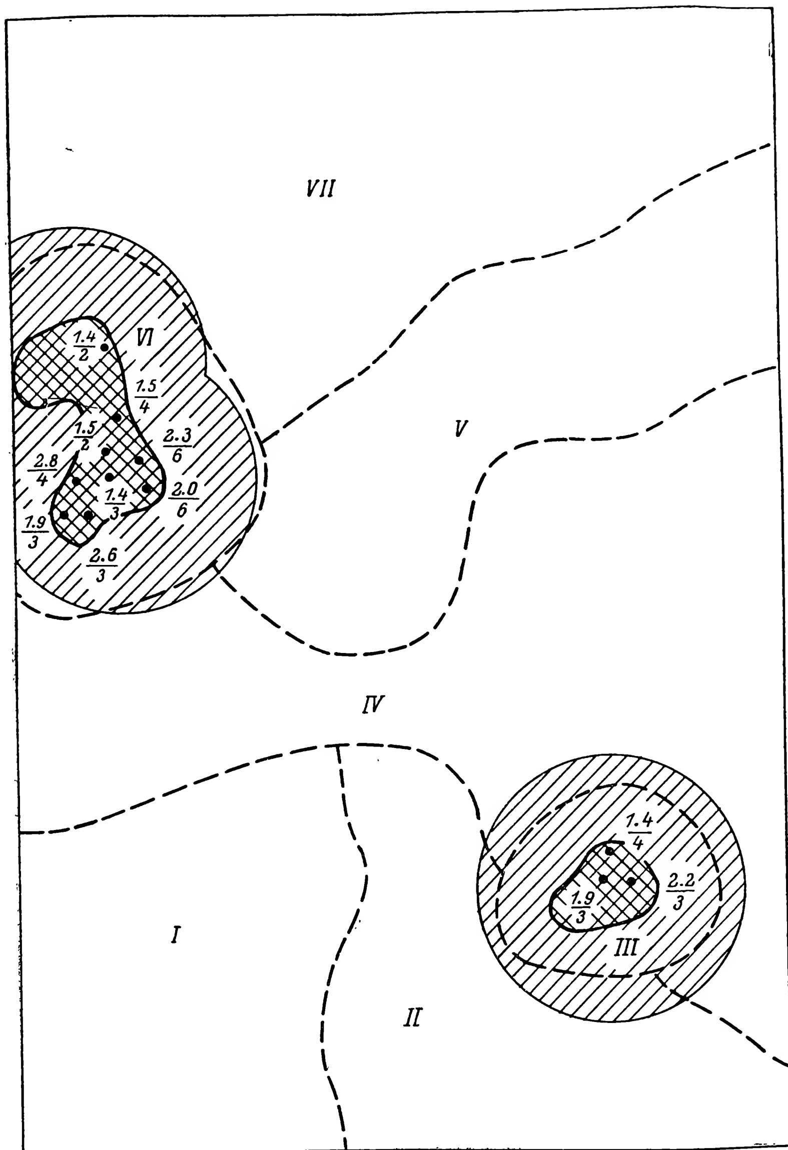


Рис. 5. План пробной площади в дриадово-кассионово-осоковой лиственничной редине. Таймыр, Ары-Мас. Площадь 20×30 м.

широко распространены фрагменты фитоценозов, являющиеся здесь формой существования лесных растительных сообществ. Наши наблюдения во многих районах Крайнего Севера убеждают нас в том, что в этих условиях фрагменты — не только широко распространенная, но и основная форма существования фитоценозов, и не только лесных, но и тундровых. Данное явление обусловливается слабой эдифицирующей ролью доминантов растительного покрова в связи с экстремальностью условий для многих из них и резкой пространственной сменой экологических условий на небольшом протяжении.

Необходимо отметить также следующее. Редколесья лесотундры представляют собой сложное образование, являясь в большинстве случаев дробными комплексами лесных и тундровых элементов (обычно фрагментов фитоценозов) при ведущей ценотической роли первых. Для удобства геоботанических работ при общем описании растительного по-

ТАБЛИЦА 3

Площадь синузий (процент от общей площади контура) в багульниково-ерниковом лиственничном редколесье

Ярусы и доминанты синузий	№ контура										
	I	V	VI	X	III	VII	IX	XI	IV	II	VIII
Кустарниковый ярус											
Betula exilis	1	3	3	10	80	30	30	80	5	3	1
Ledum decumbens	70	20	15	10	1	1	3	1	10	5	2
Salix sp. sp.	1	1	1	3	3	1	1	10	5	3	1
Травяно-кустарничковый ярус											
проективное покрытие	5	5	5	20	1	10	15	10	10	40	80
Carex ensifolia ssp. *arctisibirica*	1	5	3	15	+	5	5	—	5	5	—
Carex stans	—	—	—	—	—	—	—	10	—	40	80
Cassiope tetragona	—	—	1	—	—	—	—	—	5	—	—
Vaccinium uliginosum ssp. *microphyllum*	—	1	+	1	—	3	—	—	+	—	—
V. vitis-idaea var. *minus*	3	1	3	5	1	3	10	—	1	+	—
Мохово-лишайниковый ярус											
проективное покрытие	95	90	80	90	95	90	90	90	90	80	30
Aulacomnium turgidum	5	30	5	10	3	3	20	5	10	5	1
Dicranum congestum, *D. elongatum*	40	10	30	5	20	20	10	15	30	40	—
Drepanocladus uncinatus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	30
Hylocomium splendens var. *alaskanum*	—	—	—	3	1	—	1	10	—	—	—
Ptilidium ciliare	40	50	40	40	70	60	60	20	50	30	—
Polytrichum sp.	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	1
Sphagnum contortum	—	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—
Tomenthypnum nitens	—	—	—	30	—	10	—	40	—	3	—
Cetraria cucullata	1	+	1	—	—	—	3	—	—	—	—
Cladina rangiferina	5	1	+	—	—	—	—	—	1	1	—
C. arbuscula	1	1	1	—	+	1	—	—	—	—	—
Cladonia sp. sp.	5	1	3	—	1	+	+	—	—	—	—
Dactylina arctica	—	—	+	—	—	—	+	—	—	—	—
Peltigera aphthosa (L.) Willd.	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—

крова и его картографировании такие дробные комплексы до сих пор тундроведами принимаются за фитоценозы и описываются как цельные единые территориальные объекты. Однако приведенный материал показывает, что эти объекты не являются фитоценозами и не могут рассматриваться в ряду фитоценомеров — они являются фитохорологическими единицами. И если лесные и тундровые компоненты фитохор лесотундры не имеют принципиальных отличий от лесных и тундровых фитоценозов, то сами фитохоры редколесий в целом как территориальные единицы имеют специфику, отличающую их как от фитохор лесной зоны, так и от фитохор тундр. Их специфика заключается в неповторимом сочетании лесных и тундровых элементов и в особенностях взаимодействия этих компонентов. Ранее мы (Норин, 1961) рассматривали редколесья как особый тип растительности, но, исходя из изложенных выше положений, их нужно относить к особому типу растительного покрова (Норин, 1966).

Возвращаясь же вновь к идеям Б. Н. Городкова, рассмотренным нами в начале этой статьи, мы представляем, что на их основе следует проанализировать не только редколесья, но и тундры, так как «фитоценозы»-фитохоры последних, несомненно, являются еще более дробными комплексами фитоценозов и их фрагментов.

ТАБЛИЦА 4

Площадь синузий (процент от общей площади контура) в аулякомниево-птилидиевой лиственничной редине

Ярусы и доминаты синузий	№ контура									
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Кустарниковый ярус										
Betula exilis	5	5	15	10	10	10	10	5	10	10
Ledum decumbens	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
Salix sp. sp.	1	3	15	5	15	1	1	1	1	5
Травяно-кустарничковый ярус										
проективное покрытие	20	5	5	10	15	5	15	5	5	5
Carex ensifolia ssp. *arctisibirica*	15	5	5	5	10	5	5	3	1	5
C. stans	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
Cassiope tetragona	5	—	—	—	—	3	—	—	—	—
Dryas punctata	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+
Eriophorum vaginatum	—	—	+	5	5	—	10	5	—	—
Vaccinium uliginosum ssp. *microphyllum*	3	+	—	1	3	—	3	1	5	1
V. vitis-idaea var. *minus*	3	1	1	—	1	3	—	+	3	3
Arctagrostis latifolia (R. Br.) Griseb.	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—
Мохово-лишайниковый ярус										
проективное покрытие	85	80	90	90	80	80	80	90	80	90
Aulacomnium turgidum	15	30	20	15	60	20	30	70	5	70
Dicranum elongatum, *D. congestum*	3	+	3	3	1	5	1	1	1	+
Drepanocladus uncinatus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Hylocomium splendens var. *alaskanum*	10	—	—	—	—	—	1	—	1	+
Ptilidium ciliare	20	50	50	30	20	50	40	20	80	20
Tomenthypnum nitens	30	5	10	50	10	5	10	1	3	+
Cetraria cucullata	1	1	1	+	—	3	1	—	+	—
Cladina rangiferina	3	3	1	—	+	3	+	—	—	—
C. arbuscula	3	+	+	—	—	+	—	—	—	—
Cladonia sp. sp.	5	3	10	1	1	1	5	+	—	—

ТАБЛИЦА 5

Площадь синузий (процент от общей площади контура) в дриадово-кассиопово-осоковой лиственничной редине

Ярусы и доминанты синузий	№ контура						
	III	VI	I	IV	VII	II	V
Кустарниковый ярус							
Betula exilis	—	—	10	5	10	5	5
Salix sp. sp.	—	—	3	1	5	1	10
Травяно-кустарничковый ярус							
проективное покрытие	15	40	50	60	65	40	40
Carex ensifolia ssp. *arctisibirica*	—	—	20	30	30	30	30
Cassiope tetragona	10	10	20	15	15	3	5
Dryas punctata	—	—	10	15	20	5	3
Eriophorum vaginatum	—	—	+	—	—	+	1
Vaccinium uliginosum ssp. *microphyllum*	5	—	3	1	+	5	+
V. vitis-idaea var. *minus*	—	30	—	—	—	—	—

Ярусы и доминанты синузий	№ контура						
	III	VI	I	IV	VII	II	V
Мохово-лишайниковый ярус							
проективное покрытие	85	95	70	65	60	90	85
Aulacomnium turgidum	+	—	1	+	3	1	5
Dicranum elongatum	3	3	1	1	1	3	40
Drepanocladus uncinatus	30	30	—	—	—	—	—
Hylocomium splendens var. *alaskanum*	—	—	30	30	40	+	1
Ptilidium ciliare	50	50	3	15	+	30	20
Tomenthypnum nitens	1	5	30	10	15	50	15
Cetraria cucullata	1	+	3	5	3	5	5
Cladina rangiferina	—	—	—	—	—	—	+
C. arbuscula	—	—	+	1	1	+	—
Cladonia sp. sp.	—	—	—	+	—	—	1
Peltigera aphthosa	1	5	—	+	—	—	—

ЛИТЕРАТУРА

Городков Б. Н. 1929. Безлесие тундры (ботанико-географические наблюдения в Западной Сибири). Природа, 3. — 1935. Растительность тундровой зоны СССР. — 1938. Изучение растительности советской Арктики за последние 20 лет. Сов. бот., 1.

Демьянов В. А. 1978. Метод изучения фитогенного поля древесных пород. Бот. ж., 63, 9.

Игнатенко И. В., Б. Н. Норин. 1973. Микрокомплексность почвенно-растительного покрова восточноевропейской лесотундры. В кн.: Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. Магадан.

Лавренко Е. М., В. Б. Сочава. 1946. Значение работ Б. Н. Городкова в изучении растительного покрова нашей страны. Сов. бот., 3.

Ловелиус Н. В. 1978. Снежный покров и мерзлота. В кн.: Ары-Мас. Природные условия, флора и растительность самого северного в мире лесного массива. Л.

Норин Б. Н. 1961. Что такое лесотундра? Бот. ж., 46, 1. — 1966. О зональных типах растительного покрова в Арктике и Субарктике. Бот. ж., 51, 11. — 1974. Некоторые проблемы изучения взаимоотношений лесных и тундровых экосистем. Бот. ж., 59, 9. — 1979. Структура растительных сообществ восточноевропейской лесотундры.

Тихомиров Б. А. 1954. Памяти Б. Н. Городкова. Бот. ж., 39, 1.

Уранов А. А. 1965. Фитогенное поле. В кн.: Проблемы современной ботаники, т. I. М.—Л.

Ярошенко П. Д. 1931. Результаты изучения микрогруппировок некоторых ассоциаций на летних пастбищах ССР Азербайджана. Тр. по геоботан. обслед. пастбищ ССР Азербайджана, сер. С, 3. — 1961. Геоботаника. Основные понятия, направления и методы.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 11 IV 1979.

SUMMARY

Using the material obtained in the world's most Northern forest massif Ary-Mas on the Taimyr peninsula, it has been shown that Northern open woodlands in most cases are intricate complexes of fragments of forest and tundra phytocoenoses. Fragments of phytocoenoses were considered to be the main form of existence of communities under conditions of Extreme North.

УДК 581.84 : 582.951.6+582.952.6

З. И. Никитичева

О ВЗАИМОСВЯЗЯХ В РАЗВИТИИ ЭНДОСПЕРМА И ТКАНЕЙ СЕМЯЗАЧАТКА У ВИДОВ СЕМЕЙСТВ *SCROPHULARIACEAE* И *OROBANCHACEAE*

Z. I. NIKITICHEVA. ON THE CORRELATION BETWEEN ENDOSPERM STRUCTURES AND SOME OVULE TISSUES (EXEMPLIFIED BY *SCROPHULARIACEAE* AND *OROBANCHACEAE* SPECIES)

Проведено сравнительное изучение развития семязачатков у представителей разных родов (*Verbascum*, *Melampyrum*, *Bartsia*, *Tozzia*, *Lathraea*, *Orobanche*, *Cistanche*) из близкородственных семейств *Scrophulariaceae* и *Orobanchaceae*. Выявлены корреляции в развитии и строении эндоспермальных гаусториев с местами локализации запасных питательных веществ в репродуктивных органах. Показано, что структурные звенья в «цепи питания» зародышевого мешка могут различаться у разных видов. На основании сопоставления их структуры и топографии делаются предположения о функциональном значении этих звеньев. Установлены закономерные корреляции в развитии эндотелия и основного эндосперма, в связи с чем обсуждаются функциональные взаимоотношения этих структур.

Клеточный эндосперм с гаусториями характерен для многих спайнолепестных, в том числе и для растений из семейств *Scrophulariaceae* и *Orobanchaceae*. Развитие эндосперма этих растений характеризуется определенной последовательностью делений и дифференциацией на два типа тканей: основной (запасающий) эндосперм, служащий питательной тканью для зародыша, и гаустории, выполняющие, по предположениям многих исследователей, функцию абсорбции и передачи питательных веществ от соматических тканей в запасающий эндосперм (Baliska-Iwanowska, 1899; Schmid, 1906; Schnarf, 1929; Tiagi, 1965; Torosian, 1971, и др.). Эндоспермальные гаустории норичниковых по особенностям развития и сформированной структуре классифицированы на несколько типов (Glišić, 1936—1937; Iyengar, 1947, и др.). При этом структура гаусториев и их эволюция рассматриваются изолированно от других структур семязачатка. Лишь Йенгар (Iyengar, 1947) считает, что степень развития и продолжительность активной деятельности гаусториев зависят от «потребностей» зародыша и эндосперма в запасных питательных материалах, от места расположения последних, а также от активности интегументального тапетума. Йенгар выделяет два типа гаусториев: 1) «агрессивный» тип — может усваивать клетки и их содержимое и обладает, по-видимому, энзимами, способными перерабатывать не только вещества, подобные крахмалу, но также целлюлозу клеточных стенок; 2) «неагрессивный» тип — абсорбирует клеточное содержимое без растворения клеток и, вероятно, имеет высокое осмотическое давление.

Семязачатки представителей семейств *Scrophulariaceae* и *Orobanchaceae* однопокровные, анатропного или гемитропного типа, с нуцеллусом, разрушающимся в процессе развития зародышевого мешка. Интегумент состоит из 4—10 слоев клеток. Внутренняя эпидерма интегумента на уровне зародышевого мешка специализируется в эндотелий (интегумен-

тальный тапетум) (Schmid, 1906, и др.). Функциональное значение эндотелия обсуждалось в литературе (Baliska-Iwanowska, 1899; Schmid, 1906; Tiagi, 1965, и др.). Йенгар (Iyengar, 1947) отмечал вероятную полифункциональность эндотелия — его запасающую, защитную, абсорбирующую и переваривающую функции. Однако детальный анализ состояния тканей семязачатка и эндосперма у конкретных видов он не проводил. Известно, что «зачатки органов и тканей находятся в теснейшей зависимости, причем эта взаимосвязь частей является весьма существенным фактором, определяющим дальнейший ход развития» (Шмальгаузен, 1969, с. 323). Необходимость изучения развития той или иной структуры семени в комплексе с соседними развивающимися структурами очевидна и неоднократно подчеркивалась в литературе (Александров, 1950 и др.; Яковлев, 1950; Иоффе, 1957; Цингер, 1958; Эсау, 1969; Поддубная-Арнольди, 1976, и др.).

В настоящее время морфогенетические и морфофункциональные взаимосвязи структур семени у различных представителей покрытосемянных исследуются разными методами: анатомо-морфологическим (Arekal, 1963; Tiagi, 1965; Никитичева, 1970, 1978; Kapil, 1975; Терехин и др., 1975; Терехин, 1977, и др.), гистохимическим и электронномикроскопическим (Torosian, 1971; Плиско, 1971; Васильев, Плиско, 1971; Mogensen, 1973; Чабан, 1975, и др.). Очевидно, что в изучении морфогенетических взаимосвязей репродуктивных структур далеко не исчерпаны возможности, предоставляемые данными светооптических наблюдений, тем более что они являются основой для всех других методов исследования

Материал и методика

При выборе объектов исследования мы исходили из того, что сравнительный анализ особенностей развития эндосперма и соматических тканей семязачатков у представителей близких родов может способствовать дальнейшему изучению морфогенетических корреляций между структурами семязачатка, а также выявлению их функционального значения.

Материалом для исследования служили семязачатки представителей различных родов из систематически близких семейств: *Scrophulariaceae* (*Verbascum thapsus* L., *Melampyrum nemorosum* L., *Bartsia alpina* L., *Tozzia alpina* L., *Lathraea squamaria* L.) и *Orobanchaceae* (*Orobanche pallidiflora* Wimm. et Grab. и *Cistanche flava* (C. A. M.) Korch.).

Материал фиксировали составом ФАА (100 частей 70° спирта, 7 частей формалина, 7 частей уксусной кислоты) и обрабатывали по обычной цитологической методике. Толщина срезов 12 мкм. Препараты окрашивали генциан-виолетом по Ньютону с дифференцировкой в JKJ (выявляется крахмал) и подкраской оранжем Ж в гвоздичном масле, а также проционовыми красителями по Иванову и Литинской (1967), выявляющими полисахариды и вещества белковой природы.

Результаты исследования

Был прослежен онтогенез семязачатков у представителей 7 видов от стадии со зрелым зародышевым мешком (рис. 1) до стадии с глобулярным зародышем (рис. 2).

В процессе исследования мы обращали внимание на следующие признаки: локализация запасного крахмала в семязачатке и в тканях завязи; характер дифференциации эндосперма, структура микропилярного и халазального гаусториев эндосперма, некоторые особенности тканей семязачатка, окружающих гаустории; специфические особенности эндотелия.

Исследованные виды характеризуются определенным типом эндоспермальных гаусториев.

Вид	Микропилярный гаусторий	Халазальный гаусторий
Verbascum thapsus	Четырехклеточный	Четырехклеточный
Melampyrum nemorosum	Одноклеточный, четырехъядерный	Одноклеточный, двухъядерный
Tozzia alpina	То же	То же
Bartsia alpina	» »	» »
Lathraea squamaria	» »	» »
Orobanche pallidiflora	Двухклеточный, двухъядерный	» »
Cistanche flava	Двухклеточный, двух-четырехъядерный	» »

Проведенное исследование показало, что все эти виды, в том числе с одинаковым типом гаусториальной системы, различаются рядом особенностей и имеют специфический характер взаимосвязи эндоспермальных гаусториев и тканей семязачатка.

Последовательность развития эндосперма у некоторых видов описана нами ранее (Никитичева, 1966, 1970, 1979; Никитичева, Терехин, 1973, 1976). Отметим только, что после первого поперечного деления первичной клетки эндосперма отделяется инициальная клетка халазального гаустория. Второе деление происходит продольно в микропилярной камере; поперечные деления в обеих ее дочерних клетках приводят к разделению инициалей микропилярного гаустория и собственно эндосперма. В дальнейшем на полюсах собственно эндосперма происходит дифференциация микропилярной и халазальной ткани, а средняя часть (основной эндосперм) становится по мере созревания семени запасающим эндоспермом.

Рассмотрим последовательно структурные особенности семязачатков в онтогенезе у изученных видов.

У *Verbascum thapsus* оплодотворенный семязачаток (рис. 1, *1*) богат запасным крахмалом, который сосредоточен в микропилярной области интегумента (в нескольких слоях клеток вокруг микропиле и микропилярной части зародышевого мешка). Центральная клетка зародышевого мешка заполнена крахмальными зернами, которые исчезают после первых делений эндосперма и образования четырехклеточных гаусториев. В халазальной области семязачатка крахмала почти нет. Сосудистый след семязачатка, ответвляющийся от плацентарного пучка, подходит к гипостазе, которая окружает халазальный конец зародышевого мешка, а позже — халазальный гаусторий. Последний делится двумя взаимно перпендикулярными перегородками на 4 смежные клетки. В процессе развития гаусториальные клетки становятся густоплазменными, незначительно удлиняются, разрушая антиподы и внедряются в центральную область гипостазы. Во время формирования гаустория клетки гипостазы содержат густую цитоплазму и делятся периклинально его поверхности. В сформированном гаустории увеличивается количество цитоплазмы и разрыхляется апикальная часть клеточной стенки, а в окружающих клетках гипостазы цитоплазма дегенерирует и клеточные стенки утолщаются (рис. 3, *1* — см. вклейку). Активное состояние клеток халазального гаустория наблюдается в период интенсивного развития эндосперма, совпадающего с ростом зиготы и первыми делениями проэмбрио. После завершения митозов в эндосперме на стадии глобулярного зародыша с выделившейся эмбриодермой (рис. 2, *1*) содержимое гаусториальных клеток разрушается. Одновременно в примыкающей к ним халазальной части собственно эндосперма наблюдается специализация двух-трех слоев клеток, в которых происходит увеличение густоты цитоплазмы и утолщение оболочек (рис. 3, *2*). Таким образом, прослеживается последовательная смена признаков активного состояния от гипостазы к халазальному гаусторию и, наконец, к халазальной ткани собственно эндосперма.

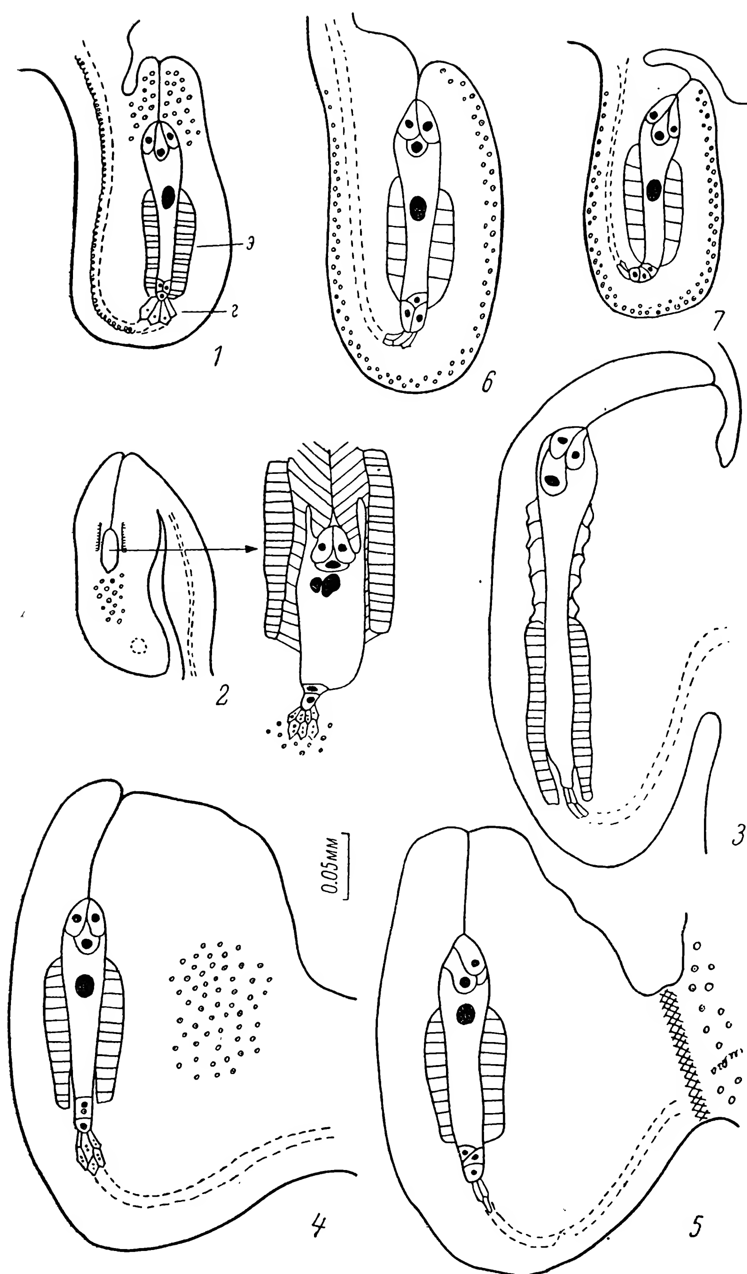


Рис. 1. Схемы строения зрелых семязачатков.

1 — *Verbascum thapsus* L., *2* — *Melampyrum nemorosum* L., *3* — *Tozzia alpina* L., *4* — *Lathraea squamaria* L., *5* — *Bartsia alpina* L., *6* — *Cistanche flava* (C. A. M.) Korch., *7* — *Orobanche pallidiflora* Wimm. et Grab.
э — эндотелий, *г* — гипостаза.

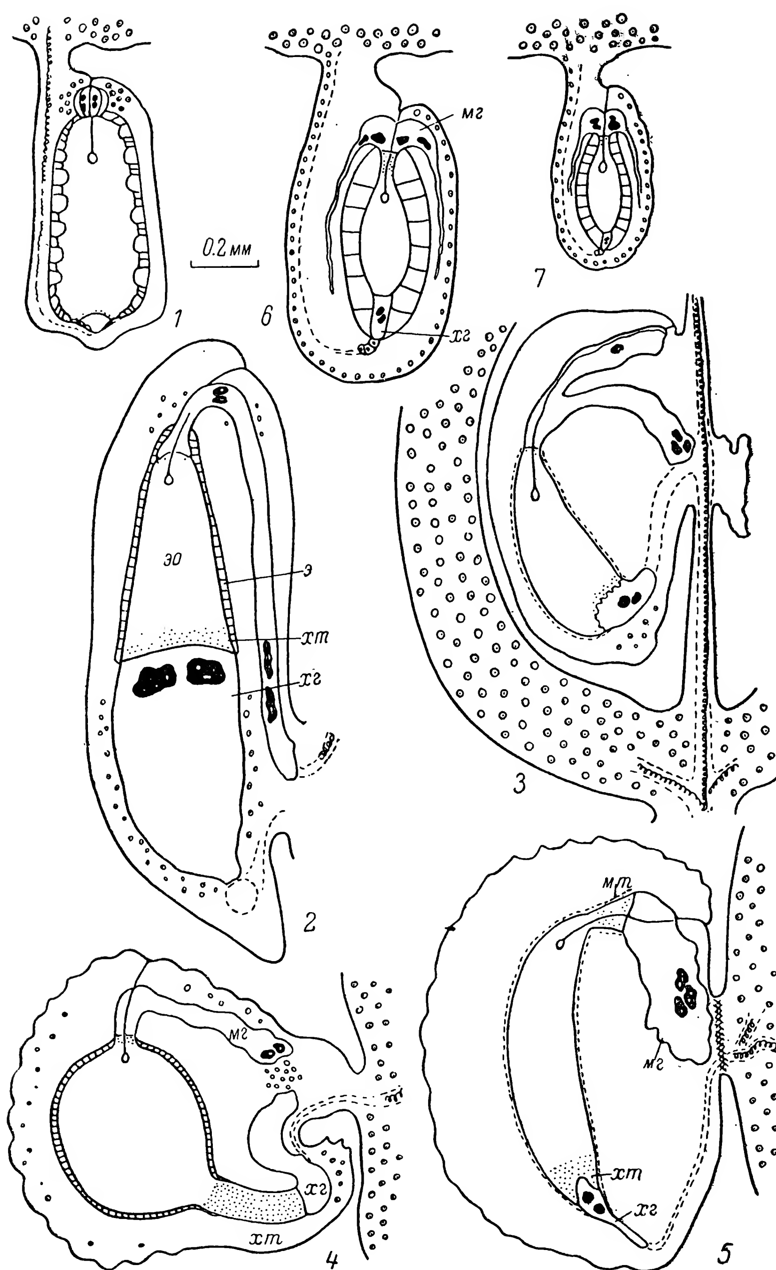


Рис. 2. Схемы строения семязачатков на стадии глобулярного зародыша.

1—7 — то же, что на рис. 1.
мг — микропилярный гаусторий, *хг* — халазальный гаусторий, *оэ* — эндосперм основной, *мт* — микропилярная ткань, *хт* — халазальная ткань, *э* — эндотелий.

Вероятно, описанные морфологические преобразования соответствуют смене функциональной активности тканей, участвующих в транспорте питательных веществ от проводящего пучка в запасающую часть эндосперма.

Микропилярный гаусторий у *V. thapsus* состоит из четырех смежных клеток. Их выпуклые латеральные стенки примыкают к крахмалоносной ткани интегумента (рис. 2, *1*). Крахмал из этой области семязачатка постепенно расходуется и исчезает на стадии формирования семядолей зародыша. До этой стадии развития семени клетки микропилярного гаустория сохраняют признаки активно функционирующих клеток (густую цитоплазму, крупные полиплоидные ядра). Очевидно, они принимают активное участие в процессах трансформации и транспорта крахмала из интегумента.

Эндотелий у *V. thapsus* окружает среднюю и халазальную части зародышевого мешка (рис. 1, *1*). На этой стадии его клетки вытянуты перпендикулярно оси зародышевого мешка, имеют густую цитоплазму с двумя небольшими вакуолями. В период эндоспермогенеза, после отделения гаусториев, эндотелий окружает собственно эндосперм и халазальный гаусторий до гипостазы (рис. 2, *1*; 3, *1*). Клетки эндотелия дифференцируются по размерам: каждая третья клетка этого слоя растягивается больше, чем две соседние, параллельно поверхности эндосперма и вакуолизируется. Содержимое клеток эндотелия начинает разрушаться после того, как запасной крахмал исчезает из интегумента и появляется в эндосперме (на глобулярной стадии развития зародыша — рис. 2, *1*; 3, *2*).

У *Melampyrum nemorosum* готовый к оплодотворению семязачаток имеет массивный интегумент и сильно развитую халазу, в которой образуется значительный запас крахмала (рис. 1, *2*). В этой области развивается халазальный гаусторий эндосперма, содержащий два крупных полиплоидных ядра (рис. 3, *3*). Он постепенно разрушает окружающую крахмалоносную ткань халазы вдоль всей своей поверхности, используя, вероятно, ее обильные углеводные запасы (крахмал и полисахаридные клеточные оболочки). Кроме того, устанавливается непосредственный контакт гаустория с проводящим пучком в халазе.

После отделения инициальных клеток микропилярного гаустория один из его выростов быстро развивается в узкую длинную трубку (до 800 мкм). Гаусторий растет по ткани, имеющей небольшой запас крахмала, и, вероятно, абсорбирует его в процессе роста. Апикальный конец гаустория, в котором находятся два полиплоидных ядра, завершает свой рост после установления контакта с проводящим пучком плаценты (рис. 2, *2*).

Собственно эндосперм *M. nemorosum*, достигший веретеновидной формы, дифференцируется на две части, разделенные первоначально двумя-термя поперечными слоями клеток, вытянутыми по радиусу эндосперма. В халазальной части клетки вытягиваются по оси эндосперма, приобретают густую цитоплазму, красящуюся проционовым синим, т. е. содержат, вероятно, большое количество белковых соединений. После дегенерации цитоплазмы в халазальном гаустории его полость частично заполняется клетками халазальной ткани собственно эндосперма. Особенности этой ткани, вероятно, подтверждают точку зрения Тиаги (Tiagi, 1965) о выполнении халазальной тканью гаусториальной и трансформирующей функций. Микропилярная часть собственно эндосперма — наиболее массивная, она становится запасающей тканью эндосперма.

Эндотелий у *M. nemorosum* субэпидермального происхождения, как и других видов этого рода (Arekal, 1963; Tiagi, 1965). Интересно отметить, что эндотелий морфологически выражен (как упорядоченный слой клеток субэпидермы, вытянутых в перпендикулярном к зародышевому мешку направлении) в готовом к оплодотворению семязачатке (рис. 1, *2*), но в этот период не прилегает к зародышевому мешку, находится на уровне его микропилярной части и выше — в направлении микропиле. Как показал анализ последующих стадий развития, на уровне, соответствующем

расположению эндотелия, развивается собственно эндосперм (рис. 2, *2*). Слой эндотелия окружает формирующийся собственно эндосперм и базальную часть микропилярного гаустория, отделяя их от паренхимы интегумента, содержащей запасной крахмал. Клетки эндотелия правильной формы, небольших размеров, содержат более густую цитоплазму, чем клетки интегументальной паренхимы. По мере увеличения объема эндосперма слой эндотелия сдавливается. На этой стадии запасной крахмал в паренхиме интегумента исчезает и появляется в эндосперме.

Семязачаток *Tozzia alpina* (рис. 1, *3*) имеет незначительный запас крахмала, распределенного почти равномерно. В отличие от других рассматриваемых здесь видов плацента у *T. alpina* морфологически слабо развита и не является местом отложения запасных веществ, зато большие запасы крахмала у растений этого вида сосредоточены в стенке завязи (рис. 2, *3*).

У *T. alpina* наблюдается значительное различие в степени развития микропилярного и халазального гаусториев. Одноклеточный, двухъядерный халазальный гаусторий в процессе роста разрушает антиподы и двухъядерные клетки халазы и входит в контакт с проводящим пучком семязачатка. В период своего максимального развития халазальный гаусторий сравнительно небольшой, овальной формы, длиной около 80 мкм, не окружен эндотелием. После прекращения роста в нем сохраняется жизнедеятельная цитоплазма до тех пор, пока из окружающих клеток халазы не исчезают крахмальные зерна.

Инициальная клетка микропилярного гаустория имеет до 400 мкм в длину и вскоре после своего образования переходит из двухъ- в четырехъядерное состояние. В основании гаусториальной клетки образуется «агрессивный» боковой вырост, достигающий чрезвычайно мощного развития (до 500 мкм в длину). Эта активная часть гаустория, содержащая в растущем конце все 4 ядра, внедряется в семяножку и достигает плацентарного пучка, устанавливая с ним непосредственный контакт, а через него и с сосудистой системой стенки завязи (рис. 2, *3*), где сосредоточены основные запасы крахмала.

Во время интенсивных делений в эндосперме и роста гаусториев наблюдаются исчезновение запасного крахмала из семязачатка, а затем и разрушение клеток интегументальной паренхимы (рис. 3, *7*). Запасные вещества интегумента и продукты, образующиеся при их деструкции, обеспечивают, по-видимому, лишь ранние стадии развития зародыша и эндосперма. Уже на стадии глобулярного зародыша и веретеновидного эндосперма разрушение интегумента завершается и плоды опадают с растений на этой стадии развития эмбриональных структур в недозрелом состоянии, что обусловлено особенностями их распространения (Никитичева, Терехин, 1973). Дальнейшее развитие эндосперма и органогенез зародыша могут происходить только за счет перераспределения запасных веществ из стенки завязи. Вероятно, именно с этими особенностями строения семени и плода коррелирует мощное развитие микропилярного гаустория эндосперма, длительно сохраняющего жизнеспособное состояние даже после начала деструкции интегументальной паренхимы семязачатка и разрушающегося лишь после опустошения запасов крахмала из перикарпа. Несколько раньше дегенерирует содержимое халазального гаустория. Одновременно с этим процессом клетки двух-трех слоев на халазальном полюсе собственно эндосперма специализируются, приобретая более густую цитоплазму и утолщенные стенки. Каплевидные краевые клетки этой ткани «свисают» в опустошенную клетку халазального гаустория (рис. 2, *3*) и, очевидно, принимают на себя функцию абсорбции питательных веществ, поступающих в халазальный гаусторий из проводящего пучка. Эндотелий в готовом к оплодотворению семязачатке *T. alpina* окружает лишь халазальную часть сильно вытянутого зародышевого мешка (рис. 1, *3*), что резко контрастирует с расположением эндотелия у *Melampyrum nemorosum* (рис. 1, *2*). Как показало изучение развития эндосперма, у *T. alpina* отделяется длинная инициальная клетка микропилярного гаустория, а инициали собственно эндосперма оказываются

ближе к халазальной части зародышевого мешка (Никитичева, Терехин, 1973) как раз на уровне эндотелия. Последний окружает собственно эндосперм в период его формирования. Клетки эндотелия слабо отличаются от интегументальной паренхимы (рис. 3, *7*) и разрушаются после начала в ней дегенерационных процессов. Когда в эндосперме появляются запасные вещества, интегумент, в том числе и слой эндотелия, полностью разрушен.

У *Lathraea squamaria* значительные запасы крахмала имеются в плаценте, а также в паренхиме семязачатка между проводящим пучком и микропиле (рис. 1, *4*). В использовании этих источников питания, как можно заключить из проведенных морфологических наблюдений, большую роль играют эндоспермальные гаустории (Никитичева, 1966). Халазальная гаусториальная клетка сильно разрастается (до 500 мкм в длину), поглощая на пути своего роста антиподы, двухъядерные клетки халазы и халазальную часть проводящего пучка семязачатка. Оставаясь с ним в контакте, халазальный гаусторий в определенный момент образует вырост в направлении крахмалоносной области семязачатка. В направлении к этой же области с другой стороны растет микропилярный гаусторий, поглощая на своем пути паренхимные клетки семязачатка. Рост обоих гаусториев сопровождается лизисом прилегающих стенок клеток интегументальной паренхимы, внедрением выростов гаустория в полость этих клеток и разрушением следующих примыкающих к гаусториям клеток. Вследствие этого концы растущих гаусториев имеют волнистые изменяющиеся контуры. В результате крахмалоносная область семязачатка как бы зажимается между сближающимися концами халазального и микропилярного гаусториев (рис. 2, *4*; 3, *8*). Вероятно, в результате их деятельности клетки этого района постепенно опустошаются. Когда в халазальном гаустории наблюдается дегенерация цитоплазмы, в пограничных с ним клетках собственно эндосперма происходит дифференциация халазальной ткани, которая заполняет базальную часть опустевшего халазального гаустория (рис. 3, *8*). Клетки этой ткани отличаются по цитологическим признакам (более густой цитоплазмой, богатой протеинами, отсутствием запасного крахмала, небольшими размерами, правильной формой и др.) от клеток запасающего эндосперма. Эндотелий в семязачатке *L. squamaria* со зрелым зародышевым мешком представлен слоем густоплазменных клеток, вытянутых перпендикулярно к поверхности зародышевого мешка, который он окружает почти по всей длине за исключением микропилярной части. Клетки эндотелия резко отличаются от паренхимы интегумента своим меристематическим состоянием. В период эндоспермогенеза эндотелий находится в контакте с собственно эндоспермом (рис. 2, *4*). На этой стадии его клетки принимают изодиаметрическую форму, сохраняя небольшие размеры, густую интенсивно красящуюся цитоплазму без видимых вакуолей с большим количеством белковых соединений (рис. 3, *9*). Между эндотелием и эндоспермом хорошо заметен слой кутикулы. Жизнеспособное состояние эндотелия длительно сохраняется. По мере накопления в эндосперме крахмальных зерен и исчезновения их в интегументе эндотелий разрушается (рис. 3, *10*).

Семязачаток *Bartsia alpina* (рис. 1, *5*) содержит небольшое количество крахмала, распределенного почти равномерно. Запасы крахмала исчезают из соматических тканей семязачатка вскоре после первых делений эндосперма, обеспечивая, вероятно, рост эндоспермальных гаусториев по направлению к более богатым источникам питательных веществ. Халазальный гаусторий становится двухъядерным, незначительно удлиняется (до 160 мкм), разрушая антиподы и гипостазу, и внедряется в проводящий пучок семязачатка, участвуя, очевидно, в транспорте питательных веществ, поступающих по проводящей системе из плаценты.

Две инициальные клетки микропилярного гаустория объединяются в одну в результате растворения смежной перегородки. Гаусторий сильно разрастается, растворяет оболочки примыкающих клеток семязачатка и их содержимое. Клеточная стенка апикальной части гаустория поли-

сахаридной природы (окрашивается процационовым красным) имеет многочисленные выступы в смежные клетки семязачатка. В период своего максимального развития микропилярный гаусторий достигает специализированной мелкоклетной ткани на границе семяножки и халазы и образует с ней широкую зону контакта (рис. 2, *5*; 3, *6*). Эта специализированная ткань состоит из нескольких слоев прямоугольных клеток (рис. 3, *6*), вытянутых по радиусу фуникулуса и характеризующихся густой цитоплазмой, тонкостенными оболочками, высоким ядерно-плазменным отношением. У других исследованных нами видов подобной ткани не наблюдалось. Со стороны плаценты к этой специализированной ткани подходит проводящий пучок и примыкают богатые крахмалом паренхимные клетки. Очевидна функциональная взаимосвязь немногослойной специализированной ткани фуникулуса и примыкающего к ней микропилярного гаустория в транспорте питательных веществ из плаценты. Кроме того, отдельные выросты микропилярного гаустория могут достигать основания проводящего пучка семязачатка, используя и этот источник питательных веществ.

Собственно эндосперм у *B. alpina* веретеновидной формы (рис. 2, *5*). На его полюсах, граничащих с гаусториями, дифференцируется ткань, имеющая специфические признаки в микропилярном и халазальном районах. Клетки микропилярной ткани в период роста микропилярного гаустория богаты цитоплазмой, слабо вакуолизированы, имеют округлые крупные ядра. После затухания митозов в эндосперме они увеличиваются в размерах (с уменьшением ядерно-плазменного отношения) и вакуолизируются (рис. 3, *6*). Дифференциация халазальной ткани собственно эндосперма происходит позднее, чем микропилярной, и предшествует разрушению цитоплазмы в халазальном гаустории и началу накопления запасных веществ в эндосперме.

Эндотелий в семязачатке *B. alpina* окружает почти всю центральную клетку зародышевого мешка, кроме микропилярного конца. Во время интенсивных делений в собственно эндосперме слой эндотелия растягивается, постоянно окружая собственно эндосперм. Эндотелий слабо выявляется морфологически (рис. 3, *6*), отличаясь от паренхимы интегумента более мелкими клетками правильной формы с более густой цитоплазмой. Разрушение клеток эндотелия происходит одновременно с деструкцией опустевших клеток интегументальной паренхимы.

Семязачатки *Cistanche flava* и *Orobanche pallidiflora* содержат большое количество запасного крахмала, сосредоточенного главным образом в эпидерме (рис. 1, *6*, *7*). У этих видов халазальный гаусторий (рис. 3, *4*, *5*) слабо растет в длину и достигает в активной фазе 50 мкм. Он становится двухъядерным, примыкает к сохраняющимся антиподам, а последние контактируют с прокамбиальным проводящим тяжом, идущим из богатой крахмалом плаценты. Когда халазальный гаусторий проявляет признаки дегенерации, на халазальном конце собственно эндосперма образуется халазальная ткань, как и у других описанных выше видов, но редуцированная до 2—4 клеток. Эти клетки отличаются от запасающего эндосперма более густой цитоплазмой, наличием протеинов и отсутствием крахмала.

Две микропилярные гаусториальные клетки становятся двухъядерными, увеличиваются в объеме и образуют тонкие цитоплазматические выросты, растущие интерцеллюлярно в интегументе между насыщенными крахмалом слоями эпидермы и эндотелия (рис. 2, *6*, *7*). В процессе развития семени запасной крахмал исчезает из этих слоев, а отростки гаусториев дегенерируют.

Эндотелий в семязачатках *C. flava* и *O. pallidiflora* слабо морфологически выражен и окружает центральную часть зародышевого мешка (рис. 1, *6*, *7*). Наибольшие морфологические отличия от паренхимы интегумента эндотелий приобретает в период эндоспермогенеза. Его клетки увеличиваются в размерах, их цитоплазма становится густой и содержит постепенно увеличивающиеся вакуоли. В течение некоторого периода

в эндотелии наблюдаются крахмальные зерна значительно меньших размеров, чем в наружной эпидерме интегумента (рис. 3, *5*). У этих видов эндотелий окружает не только собственно эндосперм, но и халазальный гаусторий (рис. 3, *5*), причем на микропилярном и халазальном концах слоя эндотелия клетки наиболее крупные. Деструкция эндотелия происходит после опустошения запасов питательных веществ в интегументе, незадолго до созревания семени.

Обсуждение результатов

Рост микропилярного гаустория у *Verbascum thapsus*, *Lathraea squamaria*, *Orobanche pallidiflora* и *Cistanche flava* ограничен пределами семязачатка, что, вероятно, связано с локализацией запасного крахмала в тех или иных его тканях (рис. 2, *1*, *4*, *6*, *7*). У *Bartsia alpina* и *Tozzia alpina* в семязачатке нет специализированной запасающей ткани. У *B. alpina* гаусторий, активно поглощая на пути своего роста паренхиму семязачатка, приближается к специализированной мелкоклетной ткани, граничащей с плацентой, и, вероятно, через ее посредство участвует в в транспорте питательных веществ из плаценты (рис. 2, *5*). У *T. alpina* микропилярный гаусторий развит еще сильнее, достигает вентрального проводящего пучка и через него оказывается связанным с питательными веществами стенки завязи (рис. 2, *3*), поскольку плацента не является запасающей структурой. Как у двух предыдущих видов, у *Melampyrum nemorosum* микропилярный гаусторий в процессе роста утилизирует запасные вещества и клетки семязачатка, а затем примыкает к проводящему пучку в основании семяножки (рис. 2, *2*).

У всех исследованных видов микропилярный гаусторий не окружен эндотелием. Своей базальной частью гаусторий примыкает к двурядной колонке микропилярной ткани, производной собственно эндосперма, имеющей вид перешейка (istmus) и формирующейся в период роста гаустория и интенсивных делений в основном эндосперме. Положение и цитологические особенности этой ткани (железистый характер клеток, отсутствие в них запасных веществ в период их накопления в основном эндосперме) свидетельствуют об ее участии в комплексе с микропилярным гаусторием в направленном транспорте метаболитов в эндосперм. Это согласуется с ранее высказанными представлениями о проводящей функции истмуса у представителей норичниковых (Iyengar, 1947; Tiagi, 1965, и др.).

Халазальный гаусторий у исследованных видов контактирует непосредственно или через посредство других тканей (гипостаза, антиподы) с проводящим пучком семязачатка и, вероятно, получает питательные вещества главным образом из плаценты через проводящую систему. Кроме того, у *Melampyrum nemorosum* и *Lathraea squamaria* он сильно разрастается, активно поглощая значительные участки ткани семязачатка, содержащие большое количество крахмала. По сравнению с этими видами у *Tozzia alpina* и *Bartsia alpina* халазальный гаусторий развивается значительно слабее и менее агрессивен, но так же, как у первых двух, не окружен эндотелием. Вероятно, гаусторий может использовать крахмал из прилегающих клеток паренхимы. В отличие от указанных выше видов у *Verbascum thapsus*, *Orobanche pallidiflora* и *Cistanche flava* халазальный гаусторий слабо развит и окружен эндотелием, как и собственно эндосперм (рис. 2, *6*, *7*; 3, *4*, *5*). Изолированный от паренхимы довольно слабо развитой халазы халазальный гаусторий, вероятно, использует лишь питательные вещества, поступающие по проводящей системе. Возможно, не случайно, что слаборазвитый халазальный гаусторий наблюдается в сочетании с гипостазой (*V. thapsus*) или с антиподами (*O. pallidiflora*, *C. flava*).

Эти факты свидетельствуют о том, что, во-первых, в цепочке транспортирующих структур возможны замены и, во-вторых, что сохраняющиеся антиподы могут являться одной из активных транспортирующих и пере-

рабатывающих структур в период развития эндосперма. Наши данные подтверждают представления ряда исследователей о большом функциональном значении в питании зародышевого мешка длительно сохраняющихся антипод (Александров, 1946; Жукова, Соколовская, 1977, и др.).

Из анализа литературных данных следует, что в большинстве случаев эфемерные антиподы наблюдаются у видов с интенсивным развитием халазального гаустория, например у *Euphrasia arctica* и *Melampyrum lineare* (Arekal, 1963), у некоторых видов *Veronica* (Афанасьева, 1976), а длительно сохраняющиеся антиподы имеются у видов со слаборазвитым халазальным гаусторием, как у *Orthocarpus luteus* (Arekal, 1963), *Phelypaea coccinea* (Терехин, 1966) и др.

Халазальный гаусторий у исследованных видов дегенерирует раньше микропилярного. В период его дегенерации на халазальном полюсе эндосперма у большинства исследованных нами видов формируется халазальная ткань железистого типа. Ее специализация происходит во время затухания митотической активности эндосперма и предшествует началу накопления в нем запасных веществ. Поскольку халазальная ткань находится в морфологически активном состоянии в тот период, когда в в эндосперме накапливаются запасные вещества, а из интегумента они уже исчезли (их количество уменьшилось в это время и в плаценте), мы предполагаем, что эта ткань не только функционально замещает халазальный гаусторий в активном транспорте метаболитов в эндосперм, но, возможно, и препятствует оттоку накапливающихся в эндосперме питательных веществ.

В связи с четкой дифференциацией структур эндосперма, позволяющей нам предполагать существование направленного транспорта метаболитов в эндосперм с микропилярного и халазального полюсов, встает вопрос о функциональном значении эндотелия у исследованных видов. Как правило, у норичниковых эндотелий дифференцируется из эпидермы интегумента в период разрушения нуцеллуса на стадии четырехъядерного зародышевого мешка. До оплодотворения эндотелий представлен упорядоченным слоем клеток, вытянутых перпендикулярно к зародышевому мешку. У исследованных нами видов эндотелий развивается не по всей длине зародышевого мешка (что отмечалось и ранее для некоторых видов), а обычно вокруг его центральной части, не охватывая его микропилярной части. По расположению эндотелия очень интересными оказались виды *Melampyrum nemorosum* и *Tozzia alpina*: у *M. nemorosum* эндотелий находится на уровне микропилярной половины зародышевого мешка и даже выше, а у *T. alpina* — на уровне халазальной половины зародышевого мешка и несколько ниже антипод (рис. 1, *2*, *3*). Эти особенности совершенно не объясняются имеющимися гипотезами о функциональном значении эндотелия. Шмид (Schmid, 1906) на основе изучения ряда видов норичниковых считал, что питательная или переваривающая функция тапетума вряд ли имеет место. Он высказал мнение о том, что эндотелий, вероятно, обеспечивает согласованный рост зародышевого мешка и интегумента. Однако в нашем материале имеются факты, не укладывающиеся в это представление. Во-первых, эндотелий развивается лишь вокруг части зародышевого мешка. Очевидно, однако, что согласованный рост зародышевого мешка и интегумента обеспечивается и в той части, где эндотелий отсутствует, а зародышевый мешок контактирует с неспециализированной эпидермой интегумента. Во-вторых, наиболее интенсивный рост зародышевого мешка происходит именно на его полюсах, не окруженных эндотелием. Сопоставление положения в семязачатке неоплодотворенного зародышевого мешка с его расположением в период эндоспермогенеза (рис. 1, *2*, *3*; 2, *2*, *3*) показывает, что у *Melampyrum nemorosum* наиболее интенсивно растет халазальный конец зародышевого мешка, у *Tozzia alpina* — микропилярный, у *Lathraea squamaria* — оба конца, а именно эти части не окружены эндотелием. Так же трудно представить защитную или барьерную роль эндотелия в неоплодотворенном семязачатке уже по той причине, что часть центральной клетки за-

родышевого мешка (причем у разных видов более или менее значительная) не окружена эндотелием. Кроме того, состояние клеток эндотелия в неоплодотворенном семязачатке норичниковых показывает, что этот слой не закончил свою дифференциацию, что отмечалось и Шмидом (Schmid, 1906). Электронномикроскопические исследования семязачатка представителей *Calendula* (*Compositae*) (Васильев, Плиско, 1971) показали, что на стадии с семиклеточным зародышевым мешком эндотелий является дифференцирующимся слоем. Учитывая вышесказанное, состояние эндотелия в семязачатке с неоплодотворенным зародышевым мешком можно рассматривать как подготовительную стадию в его развитии, на которой этот слой не выполняет определенной метаболической функции.

Мы считаем, что сопоставление ранних и последующих стадий развития семязачатка может внести определенный вклад в исследование морфологических особенностей эндотелия и, возможно, некоторых сторон его функциональной деятельности. Такое сопоставление на примере различных видов выявило, что на уровне эндотелия развивается собственно эндосперм, а ниже и выше его уровня — микропилярный и халазальный гаустории. Вскоре после их дифференциации у исследованных видов наблюдается сопряженность в расположении и развитии эндотелия и собственно эндосперма. По мере того как собственно эндосперм разрастается, клетки эндотелия увеличиваются в числе и более или менее растягиваются параллельно его поверхности. Несмотря на значительную степень различий в структуре клеток эндотелия у разных видов, этот слой достигает наибольшей своей специализации в период интенсивных делений в эндосперме. Опираясь на эти данные, можно предположить, что основная функциональная нагрузка эндотелия у норичниковых связана с взаимодействием его с собственно эндоспермом.

Некоторые исследователи рассматривали эндотелий как защитный или барьерный слой, препятствующий «вымыванию» питательных веществ из зародышевого мешка и эндосперма в паренхиму интегумента (Magnus, 1913, цит. по: Плиско, 1971; Васильев, Плиско, 1971). У исследованных нами норичниковых и заразиховых мы наблюдали, что эндотелий хорошо морфологически выражен и жизнеспособен на той стадии развития семязачатка, когда в формирующемся эндосперме еще нет запасных веществ, а в интегументе они есть. Это, вероятно, не свидетельствует в пользу защиты эндотелием эндосперма от «вымывания» из него питательных веществ, а скорее, наоборот, в пользу предотвращения их поступления непосредственно из интегумента в эндосперм. Это представление подтверждается наличием слоя кутикулы между эндотелием и эндоспермом, а также образованием у норичниковых и заразиховых микропилярного и халазального гаусториев, осуществляющих, вероятно, направленный транспорт метаболитов в эндосперм с его полюсов. При наличии активных ценоцитных гаусториальных клеток (Яковлев, 1965), мобилизующих сахара из специализированных запасающих районов семязачатка и завязи, эндотелий, вероятно, регулирует (блокирует) поступление сахаров из интегумента в интенсивно растущий эндосперм. Известно, что растущие ткани являются центром притяжения питательных веществ (Либберт, 1976), и если бы эндотелий не препятствовал непосредственному току сахаров из прилегающих слоев интегумента в эндосперм, нарушалась бы постепенность их извлечения из более отдаленных участков (плацента, стенка завязи). Отметим, что эндотелий у *Lathraea squamaria*, *Melampyrum nemorosum* не окружает микропилярного гаустория, развивающегося в интегументе, а также агрессивного халазального гаустория, поглощающего клетки с их углеводными запасами. В то же время у *Verbascum thapsus*, *Orobanche pallidiflora*, *Cistanche flava* эндотелий отделяет от паренхимы халазы «неагрессивного» халазального гаустория, который, вероятно, специализирован для проведения питательных веществ только из проводящего пучка. В тесной связи со специализацией халазального гаустория находится структура микропилярного гаустория. В семязачатках *Orobanche pallidiflora* и *Cistanche flava*, где крахмал распределен

равномерно, отростки микропилярных гаусториев достигают халазальной части семязачатка.

Различия в структуре клеток эндотелия у разных видов (рис. 3, *5*, *6*, *7*, *9*) свидетельствуют о связи его цитологических особенностей с наличием питательных веществ в паренхиме интегумента. Эндотелий морфологически слабо выражен у видов с небольшим запасом крахмала в интегументе (*Bartsia alpina*, *Tozzia alpina* — рис. 3, *6*, *7*). Наиболее отчетливо выделяется эндотелий как слой железистых клеток у *Lathraea squamaria* (рис. 3, *9*), имеющей многослойный интегумент из 8—10 слоев, содержащих крахмал. Возможно, эндотелий выделяет ферменты, расщепляющие крахмал, так как последний исчезает сначала из ближайших к эндотелию слоев паренхимы интегумента. Однако вышеприведенные доводы подтверждают представление о том, что поступление этих сахаров в эндосперм происходит через гаустории, а эндотелий не участвует в передаче продуктов гидролиза в зародышевый мешок (Schnarf, 1929, и др.).

Выводы

Проведенное исследование позволяет высказать некоторые соображения о функциональном значении отдельных структур семязачатка, об их взаимодействии в процессе развития семени и коррелятивных изменениях в эволюции.

1. Сопоставление структуры гаусториальной системы и локализации запасных питательных веществ в семязачатке и завязи подтверждает роль гаусториев как структур, активно участвующих в потреблении и транспорте питательных веществ из тканей материнского растения в эндосперм.

2. Структура гаусториальной системы эндосперма у рассмотренных видов имеет индивидуальные особенности, которые находятся в тесной взаимосвязи с особенностями развития и строения семязачатков. Изучение структур семязачатка у норичниковых и заразиховых показало, что в проведении питательных веществ в эндосперм наряду с проводящим пучком и гаусториями могут принимать участие (у некоторых видов) гипостаза или антиподы.

3. Уточнен период функциональной деятельности эндотелия. В семязачатке со зрелым зародышевым мешком эндотелий еще не закончил своей дифференциации. Ее завершение происходит на стадии эндоспермогенеза. Эндотелий окружает собственно эндосперм и, судя по морфологическим призанакам, функционально активен в период его интенсивного роста. Предполагается, что эндотелий выполняет роль регулятора обменных процессов между интегументом и эндоспермом; возможно, он выступает в качестве барьера для непосредственного транспорта веществ из интегумента в эндосперм.

4. Специализация эндосперма на несколько типов тканей с определенной фукциональной нагрузкой свидетельствует о высоком уровне его организации у представителей семейств *Scrophulariaceae* и *Orobanchaceae*.

5. Эволюционные преобразования гаусториев эндосперма от многоклеточных (*Verbascum* и др.) к одноклеточным многоядерным структурам (*Lathraea* и др.) (Glišić, 1936—1937, и др.) происходили, вероятно, в направлении наиболее эффективного использования питательных веществ из соматических тканей, в то же время взаимосвязанно с изменением структур зародышевого мешка (антипод), семязачатка (халазы и эндотелия) и запасающих тканей семязачатка, плацент и стенки завязи. Эволюция микрополярного и халазального гаусториев могла идти независимо в соответствии с особенностями тканей микропилярного и халазального полюсов эндосперма.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г. 1946. Об антиподах и зародышевом мешке. Бот. ж., 31, 6. — 1950. Смена функций как фактор, обусловливающий смену структуры зерна пшеницы. ДАН СССР, 75, 4.
Афанасьева Н. Г. 1976. Эмбриология вероник.
Васильев А. Е., М. А. Плиско. 1971. Электронномикроскопическое исследование интегументального тапетума и смежных тканей семезачатка у *Calendula officinalis* L. Бот. ж., 56, 3.
Жукова Г. Я., Т. Б. Соколовская. 1977. Ультраструктура антипод зародышевого мешка *Aconitum napellus* L. (*Ranunculaceae*) перед оплодотворением. Бот. ж., 62, 11.
Иванов В. Б., Г. К. Литинская. 1967. Одновременная окраска белков и углеводов проционовыми красителями. Цитология, 9, 9.
Иоффе М. Д. 1957. Развитие зародыша и эндосперма у пшеницы, конских бобов и редиса. Тр. БИН АН СССР, сер. VII.
Либберт Э. 1976. Физиология растений.
Никитичева З. И. 1966. К эмбриологии *Lathraea squamaria* L. (*Scrophulariaceae*). Бот. ж., 51, 11. — 1970. Эмбриология паразитных представителей семейств *Scrophulariaceae* и *Orobanchaceae* в связи с их образом жизни. — Канд. дис. Л. — 1978. Морфогенетические корреляции репродуктивных и эмбриональных структур в семействе *Scrophulariaceae*. VII Всес. симпоз. по эмбр. раст., 2. Киев. — 1979. Развитие зародыша и эндосперма и семени у паразитных представителей сем. *Scrophulariaceae*. В кн.: Актуальные вопросы эмбриологии покрытосеменных растений. Л.
Никитичева З. И., Э. С. Терехин. 1973. К эмбриологии *Tozzia alpina* L. (*Scrophulariceae*). Бот. ж., 58, 1. — 1976. Развитие семени и проростка *Orobanche pallidiflora* Wimm. et Grab. (*Orobanchaceae*). Бот. ж., 61, 5.
Плиско М. А. 1971. Электронномикроскопическое исследование интегументального тапетума и смежных тканей семезачатка у *Calendula officinalis* L. Автореф. канд. дис. Л.
Поддубная-Арнольди В. А. 1976. Цитоэмбриология покрытосеменных растений.
Терехин Э. С. 1966. Эмбриология *Orobanchaceae*. I. *Phelypaea coccinea* (M. B.) Poir. Бот. ж., 51, 11. — 1977. Паразитные растения. Онтогенез, образ жизни и эволюция.
Терехин Э. С., З. И. Никитичева, М. С. Яковлев. 1975. Развитие семени, зародыша и эндосперма *Cynomorium songaricum* Rupr. (*Cynomoriaceae*). Бот. ж., 60, 11.
Цингер Н. В. 1958. Семя, его развитие и физиологические свойства.
Чабан И. А. 1975. Эмбриогенез и эндоспермогенез *Reseda lutea* L. и *Chelidonium majus* L. по данным световой и электронной микроскопии. Автореф. канд. дис. Л.
Шмальгаузен И. И. 1969. Факторы эволюции.
Эсау К. 1969. Анатомия растений.
Яковлев М. С. 1950. Структура эндосперма и зародыша злаков как систематический признак. Тр. БИН АН СССР, VII, 2. — 1965. Ценоцитные структуры. В кн.: Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. М.—Л.
Arekal G. D. 1963. Embryological studies in Canadian representatives of the *Rhinantheae*, *Scrophulariaceae*. Canad. J. Bot., 41, 2.
Baliska-Iwanowska G. 1899. Contribution a l'etude du sac embryonnaire cher certaines gamopetales. Flora, 86, 47.
Glišić L. 1936—1937. Ein Versuch der Verwertung der Endospermmerkmale für typologysche und phylogenetische Zwecke innerhalb der Scrophulariacees. Bull. Inst. Jard. Univ. Belgrade, 4.
Iyengar C. V. K. 1947. Development of seed and its nutritional mechanism in the *Scrophulariaceae*. II. J. Myrose Univ., 7, 2.
Kapil R. N. 1975. *Euphorbia geniculata* ovule to seed. Acta Bot. Neer., 24, 3—4.
Mogensen H. L. 1973. Some histochemical, ultrastructural and nutritional aspects of the ovule of *Quercus cambelii*. Amer. J. Bot., 60, 1.
Schmid E. 1906. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der *Scrophulariaceae*. Bein. Bot. Zentralbl., 20.
Schnarf R. 1929. Embryologie der Angiospermen. Berlin.
Tiagi B. 1965. Development of the seed and fruit in *Melampyrum nemorosum* L. and *M. arvense* L. Canad. J. Bot., 43, 12.
Torosian C. D. 1971. Ultrastructural study of endosperm haustorial cells of *Lobelia dunnii* Green (*Campanulaceae*, *Lobeliaceae*). Amer. J. Bot., 58.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 17 II 1979.

SUMMARY

Comparative investigation of ovule development in some *Scrophulariaceae* (*Verbascum thapsus*, *Melampyrum nemorosum*, *Bartsia alpina*, *Lathraea squamaria*) and *Orobanchaceae* (*Orobanche pallidiflora*, *Cistanche flava*) has been carried out. Correlation between the structure of endospermal haustoria and localization of stored nutritive substances in reproductive organs (ovule, placentae and ovary wall) has been found. The idea about an active role of the endosperm haustoria in the transport of nutritive substances into the forming endosperm was confirmed.

The integumentary endothelium has been shown to surround only a part of the embryo sac. It is usually the middle part, but sometimes the micropilar (in *M. nemorosum*) or chalazal (in *T. alpina*) parts. In this region the endosperm as such is later developed. Correlation of development and disposition of endosperm proper and endothelium was shown. The question of the possible function of endothelium in families *Scrophulariaceae* and *Orobanchaceae* is discussed. Supposition was made, that endothelium acts as a barrier for direct penetration of nutritive substances from the integument into the neighbouring cells of forming proper endosperm.

УДК 581.3 (235.211)

Л. И. Носова

ОСОБЕННОСТИ ЦВЕТЕНИЯ И ФОРМИРОВАНИЯ СЕМЯН В ЦЕНОПОПУЛЯЦИЯХ ПОДУШКОВИДНЫХ РАСТЕНИЙ ПАМИРА

L. I. NOSOVA. PECULIARITIES OF FLOWERING AND SEEDS FORMATION IN COENOPOPULATIONS OF CUSHION-SHAPED PLANTS OF PAMIR

Фаза цветения в ценопопуляциях качима головчатоцветкового *Gypsophila capituliflora* Rupr. и акантолимона диапенсиевидного *Acantholimon diapensioides* Boiss. приходится на самые теплые дни вегетационного сезона, основная масса цветков раскрывается в теплые предполуденные и дневные часы. Сезонный и суточный ритмы цветения лабильны и регулируются в основном ходом температур воздуха. Цветки качима и акантолимона имеют ярко выраженную энтомофильную структуру и приспособления к перекрестному опылению. Для акантолимона очень характерна гетеростилия, сопровождаемая диморфизмом пыльцы и рыльцевой поверхности. У качима отмечена гинодиэция. У обоих видов развита энтомофилия. Резервным способом опыления качима является, вероятно, анемофилия, а у акантолимона наблюдается переход к самоопылению. Семена завязываются при всех способах опыления, но наиболее эффективно опыление с помощью ветра. Процент цветков, формирующих плоды, более высок у качима (до 70%), процент семяпочек, развивающих семена, у обоих растений примерно одинаков (обычно до 30%). Особенно благоприятны для цветения, опыления, завязывания и формирования семян годы с теплыми днями в период бутонизации, цветения и плодоношения.

Цветковые растения подушковидной формы роста широко распространены в высокогорьях и северных широтах, т. е. в условиях, которые принято считать «крайними» для жизни растений. На протяжении десятков лет растения-подушки привлекают внимание исследователей разных направлений, однако их адаптации к существованию в подобных условиях остаются во многом еще непознанными.

Среди подушковидных растений высокогорий Памира широко распространены акантолимон диапенсиевидный *Acantholimon diapensioides* Boiss. (*Limoniaceae* Lincz. — *Plumbaginaceae* Juss. p. p.), качим головчатоцветковый *Gypsophila capituliflora* Rupr. (*Caryophyllaceae* Juss.). Это типичные горные виды. *A. diapensioides* имеет восточноирано-центральноазиатский ареал, *G. capituliflora* распространен в Джунгарии и Кашгарии, оба вида произрастают в горах Средней Азии и характерны для Восточного Памира (Черняковская, 1936; Линчевский, 1952, 1968). Они рассматриваются как элементы автохтонного доледникового ядра современной флоры Памира (Иконников, 1963а, б). Возникновение подушковидных сообществ в горах Средней Азии относят к неогену, а широкое их распространение на Памире — к послеледниковому времени плейстоцена (Коровин, 1961; Пахомов, 1965, 1966). В настоящее время *A. diapensioides* произрастает в диапазоне высот 3600—4500 м над ур. м. и выступает в роли доминанта растительных сообществ на высотах 4000—4400 м над ур. м. в поясе высокогорных степей и подушечников (Ладыгина, 1977). Сообщества акантолимона приурочены к суглинистым, легкосуглинистым, реже супесчаным пустынно-степным почвам на пологих склонах разных экспозиций, террасах, днищах долин. *G. capituliflora* характерен для каменистых и щебнистых склонов и днищ долин на высотах 3700—4000 м над ур. м.

в поясе высокогорных пустынь, где образует сообщества с ковыльками, полынью, акантолимоном, лапчаткой. Климатические условия, в которых существуют растения, характеризуются низкими температурами, большими температурными амплитудами, сухостью воздуха и почв, сильной инсоляцией и частыми ветрами. В поясе высокогорных пустынь в летний период (июль—август) средняя суточная температура воздуха составляет 7—12, в июле — 8—13°, количество выпавших осадков колеблется от 60 до 150 мм в год с максимумом в поздневесенне-летний период; в поясе высокогорных степей и подушечников средние суточные температуры воздуха в летний период ниже — 3—7, в июле 4—8°, а количество выпавших осадков возрастает до 150—250 мм в год (Ладыгина, 1977).

A. diapensioides — кустарничек, имеющий форму плоских подушек, диаметр которых в условиях Памира достигает 100 см и более, а высота редко превышает 6 см. *G. capituliflora* — травянистый многолетник с древеснеющими подземными частями стеблей. Диаметр подушек до 45, высота вегетативной части — 2—4, генеративной — 4—20 см. Оба вида — долголетние растения. В условиях Памира продолжительность их жизни достигает, вероятно, 500 и более лет. Подушковидная форма растений связана с образованием укороченных междоузлий, поскольку линейный рост побегов и их ветвление в высокогорных условиях затороможены; сильно заторможена и деятельность камбия (Зайцева, 1949; Серебряков, 1962; Меле, 1969). Ряд исследователей считают подушковидную форму роста *A. diapensioides* и *G. capituliflora* очень устойчивой и рассматривают ее как особую жизненную форму (К. В. Станюкович, 1949; Меле, 1969; М. Б. Станюкович, 1971; Белолипов, 1974). В схеме филогенетических отношений (Тахтаджян, 1966, 1970) сем. *Caryophyllaceae* (порядок *Caryophyllales*) и *Plumbaginaceae* (порядок *Plumbaginales*) включены в рассматриваемый на более низких ступенях развития надпорядок *Caryophyllanae*.

Цветение и завязывание семян изучались у качима и акантолимона в 1964—1966 и 1972—1974 гг. в долине р. Чечекты (бассейн р. Акбайтал) на склоне северной экспозиции. Наблюдения над *G. capituliflora* проводились на высоте 3900 м над ур. м. в восточноковыльково-качимовом сообществе (G. capituliflora+Stipa orientalis), над *A. diapensioides* — на высотах 3900 м над ур. м. — в розовоцветковополынно-акантолимоновом сообществе (A. diapensioides—Artemisia rhodantha) и 4100 м над ур. м. — в туркестанoячменно-акантолимоновом сообществе (A. diapensioides — Hordeum turkestanicum). При фенологических наблюдениях использовались методики И. Н. Бейдеман (1960) и З. Г. Беспаловой, И. В. Борисовой (1963). Антэкология изучалась по методике, предложенной А. Н. Пономаревым (1960), процесс созревания плодов — с учетом работ Р. Е. Левиной (1963, 1965). Семенная продуктивность исследовалась согласно методике Т. А. Работнова (1960). За период наблюдений самым теплым и наиболее благоприятным был вегетационный сезон 1973 г., достаточно теплым — сезон 1966 г., самым влажным — сезон 1965 г. Очень холодными оказались сезоны 1964 и 1974 гг.

Вегетационный период растений-подушек Памира достаточно продолжителен и колеблется в годы с разными погодными условиями от 90 до 120 дней. Качим начинает вегетировать в середине—конце мая, генеративные побеги отрастают в начале—конце июня, бутонизация наступает в середине июня—первой декаде июля; у акантолимона вегетация начинается во второй половине мая—начале июня, к бутонизации растения переходят в июне—первых числах июля. Цветение растений начинается в первых числах—конце июля и длится в зависимости от погодных условий от 20 до 50 дней в ценопопуляциях *G. capituliflora* и от 20 до 45 дней — в ценопопуляциях *A. diapensioides*. В ценнопопуляциях акантолимона на высотах 3900 м и 4100 м над ур. м. в теплые годы фаза цветения начинается почти одновременно, в холодные — на высоте 4100 м над ур. м. запаздывает на 5—7 дней. Суточный ритм цветения ка-



Рис. 1. Строение цветка *Gypsophila capituliflora* Rupr.

1 — общий вид, *2* — лепесток с тычинками, *3*, *3а* — нераскрывшийся и раскрывшийся пыльники, *4* — пестик, *4а* — рыльце, *5* — чашечка, *6* — семя, *7* — плод коробочка.

чима и акантолимона, характер их опыления, как и строение цветков, имеют ряд особеностей.

Цветки *G. capituliflora* сидят на коротких тонких цветоножках и собраны в головчатые дихазиальные соцветия на конце стеблей. Диаметр соцветий составляет 1—2 см, и в них насчитывается до 30 цветков. Цветки актиноморфные, пятичленные с двойным околоцветником и прицветниками (рис. 1). Прицветники пленчатые, яйцевидные, заостренные или сразу переходящие в короткое остроконечие. Чашечка сростнолепестная колокольчатая 3.5—5 мм длины, рассеченная до $^1/_3$ на пять треугольных острых пленчатых по краю зубцов. Венчик из пяти бледнорозовых, слегка фиолетовых или беловатых сросшихся лепестков, с нектарником. У *G. capituliflora* отмечено характерное для сем. *Caryophyllaceae* и рода *Gypsophila* (Турсунов, 1966, 1973; Пономарев, Демьянова, 1975) явление гинодиэции, т. е. женской двудомности. Качим головчатоцветковый имеет цветки двух типов: 1) обоеполые, венчик которых содержит 10 тычинок (обычно 5, реже 6 более длинных) и пестик с двумя столбиками и одногнездной верхней завязью, лепестки венчика в 1.5 раза длиннее чашечки и достигают 5.5—7.5 мм; 2) функционально женские цветки, венчик которых в 1.5—2 раза меньше венчика обоеполых цветков, а тычинки реду-

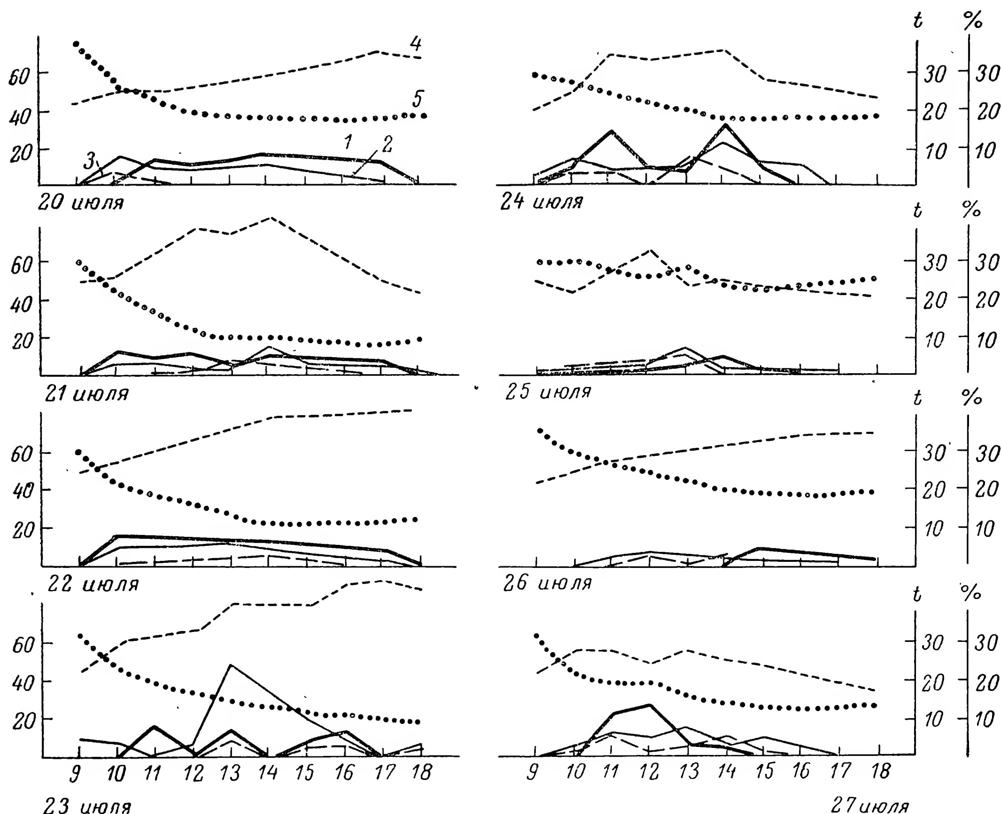


Рис. 2. Суточный ритм раскрытия обоеполых цветков *Gypsophila capituliflora* Rupr. (1966 г.).

1, 2, 3 — число цветков, раскрывшихся у первой, второй и третьей особи; *4* — температура воздуха на высоте 10 см от поверхности почвы; *5* — относительная влажность воздуха на высоте 10 см. *На оси абсцисс* — часы наблюдений, *на оси ординат* — температура, относительная влажность воздуха, число раскрывшихся цветков.

цированы и имеют короткие тычиночные нити с недоразвитыми, не содержащими пыльцы пыльниками. Женских цветков немного, и встречаются они вместе с обоеполыми на одних и тех же особях. В несколько большем количестве функционально женские цветки отмечены в теплом 1966 г. Вероятно, развитие их в какой-то мере связано с погодными условиями сезона вегетации.

Период видимого невооруженным глазом развития цветка *G. capituliflora* можно разделить на три стадии: 1) плотные бутоны, 2) рыхлые бутоны, 3) открытый цветок. Стадия плотных бутонов довольно продолжительна (20—25 дней). Стадия рыхлых бутонов длится при благоприятных условиях около 2 дней, при неблагоприятных — затягивается до 4—5.

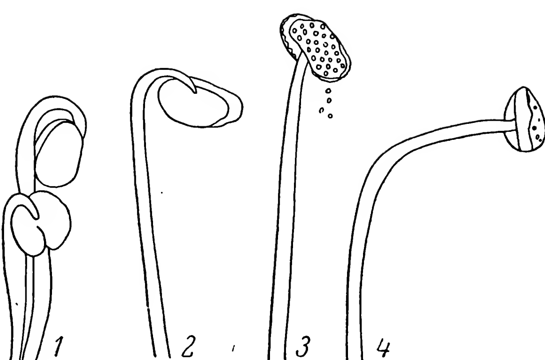
Раскрываются цветки качима при температуре воздуха от 12 до 30° (на высоте 10 см от поверхности почвы, где располагается большая часть соцветий) и относительной влажности 13—30%. Первыми в соцветиях (головках) качима распускаются краевые цветки. Одновременно может раскрыться до 4 цветков. В благоприятные дни цветки раскрываются сравнительно равномерно в течение всего дня (с 9 до 17—18 ч), небольшие максимумы (1—2) наблюдаются, как правило, в самые теплые дневные часы (13—14 ч) при температуре воздуха 20—28° (на высоте 10 см) и относительной влажности 18—25% (рис. 2). В сравнительно холодные дни и следующие за ними цветение начинается позднее (10—12 ч) и может заканчиваться значительно раньше (около 14 ч). Полная синхронность в цветении особей ценопопуляции, как правило, не наблюдается. В очень холодные и дождливые дни цветки не раскрываются.

Стадия открытого цветка обычно длится 3—4 дня. В очень жаркую погоду она может сокращаться до 2 дней, в прохладную — растягиваться до 5. На этой стадии выделяются три фазы: а) раскрытие венчика, б) тычиночная, в) пестичная. В благоприятную погоду тычиночная фаза начинается одновременно с раскрытием венчика: в щель между лепестками, как только они начинают расходиться, пылят одна или две тычинки. По мере раскрытия венчика число пылящих тычинок увеличивается. В плохую погоду пыление может начаться часа через 2 после начала раскрытия венчика. В этом случае одновременно начинают пылить 4—5 тычинок. Первыми пылят длинные тычинки. В бутоне все тычинки согнуты: слегка розовые (почти белые) пыльники отогнуты вниз и обращены к пестику (рис. 3, 4). Длина пестика составляет в это время 3.5, коротких тычинок — 2—3, длинных — 3.2—4 мм. К началу пыления длинные тычинки выпрямляются и их тычиночные нити достигают 6—7 мм. Экстрорзные пыльники становятся красноватыми и вскрываются продольной щелью, длина пыльников составляет 0.60—0.75, ширина — около 0.3 мм. Часто пыление тычинки начинается до того, как тычиночная нить вытянулась. В момент пыления длинных тычинок короткие находятся еще в согнутом состоянии, но длина их составляет уже 4—5 мм. Короткие тычинки выпрямляются и начинают пылить часа через 2 после начала пыления длинных. Длина их достигает в это время 6 мм. Тычинка качима пылит в зависимости от погодных условий от 2 до 3—4.5 ч. Пыление цветка длится от 1—2 дней в теплые вегетационные сезоны (1973 г.) до 3—4 дней в холодные (1964 г.). В очень холодную, дождливую и пасмурную погоду пыльники не вскрываются. Во время пыления тычинок пестики обоеполых цветков еще не готовы к восприятию пыльцы, развитие их завершается в конце тычиночной фазы (рис. 4, 5). Оплодотворение происходит после окончания пыления, на второй, чаще третий день с момента раскрытия венчика. В начале пыления длина завязи пестика составляет 1.3—1.5, длина столбиков достигает 5 мм и верхняя треть их становится фиолетовой. К концу пыления уже полностью фиолетовые столбики со светлыми рыльцами достигают 7—7.2 мм и торчат из венчика, лепестки которого сильно раздвинуты. Отпылившие пыльники становятся бледно фиолетовыми, сжимаются и поникают вниз. Тычиночные нити вытягиваются, почти сравниваются у длинных и коротких тычинок и отклоняются к лепесткам венчика, которые бывают раскрыты так сильно, что видна завязь. Обычно это бывает в 12 ч. В период с 12 до 15 ч рыльца поднимаются на 1 мм выше лепестков и покрываются пыльцой, сохраняя жизнеспособность до 2—3 дней. Оплодотворенные рыльца желтеют, а завязь после оплодотворения становится слабо коричневой и достигает 1.6 мм. Лепестки венчика бледнеют, начинают скручиваться, венчик превращается в трубку и увядает на 2—4 (5)-й день с момента раскрытия. У функционально женских цветков рыльца пестика способны воспринимать пыльцу до раскрытия венчика, выдвигаясь в дневное время на $^1/_3$ длины столбиков в щель между лепестками. Венчик раскрывается примерно через сутки после экспонирования рылец.

Отдельное соцветие *G. capituliflora* цветет в зависимости от числа цветков и погодных условий сезона от 12—14 до 20—26 дней. Цветение подушек, на которых насчитывается от 20—30 до 500—1000 цветков, продолжается от 16 до 25—35 дней и более. Сравнительно быстрым и дружным оно бывает в годы с теплыми вегетационными сезонами и очень растягивается в холодные и влажные.

Цветки *A. diapensioides* находятся в сидячих, заметно превышающих листья (6—7 мм длины), одиночных или собранных пучковидно по 2—3 (4) колосках, обычно одноцветковых, редко — двухцветковых. Число колосков в соцветиях определяется погодными условиями сезона вегетации и возрастным состоянием особей. Наибольшее число колосков развивается в теплые годы. Одиночные колоски особенно часты в холодные годы и наиболее характерны для старых особей. У одиночных колосков второй колосок часто бывает недоразвит, иногда недоразвиты второй и третий

Рис. 3. Тычинка *Gypsophila capituliflora* Rupr. в плотном бутоне (*1*), перед началом пыления (*2*), в моменты пыления (*3*) и увядания (*4*).



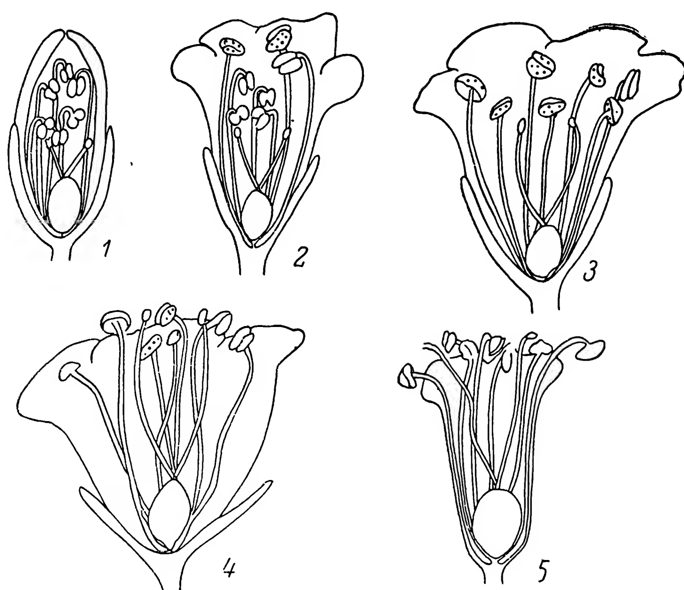


Рис. 4. Цветение функционально обоеполого цветка *Gypsophila capituliflora* Rupr.

1 — стадия рыхлых бутонов, *2* — начало тычиночной фазы, *3* — конец тычиночной фазы, *4* — пестичная фаза, *5* — оплодотворенный цветок.

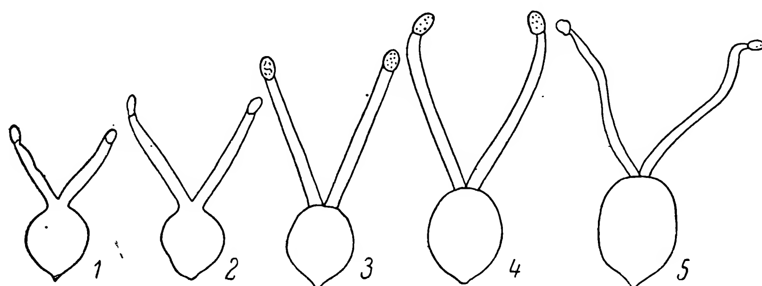


Рис. 5. Развитие пестика в обоеполых цветках *Gypsophila capituliflora* Rupr.

1 — пестик в плотном бутоне, *2* — в начале, *3* — середине, *4* — в конце тычиночной фазы, *5* — после оплодотворения.

колоски. На одном растении может насчитываться от 5—10 до 500—800 и более колосков. Цветки A. *diapensioides*, как и *G. capituliflora*, актиноморфные, пятичленные с двойным околоцветником и прицветниками. Прицветники колоска (4—5) вверху голые, широкозакругленные, наружный прицветник длиной 2—3 мм и обычно в 2.5 раза короче внутренних, широкояйцевидный, с очень коротким оттянутым острием и узким перепончатым окаймлением, внутренние — широко-перепончатоокаймленные, немного превышают трубку чашечки, иногда доходят до половины ее отгиба (рис. 6). Чашечка сухопленчатая, воронковидная, в основании прямая, 5—7(8) мм длины; отгиб чашечки 5-лопастной, белый, реже — в самом низу розовый. Венчик довольно крупный, значительно превышающий чашечку, с пятью продолговатыми обратноланцетными, суженными к основанию бледно- или ярко-розовыми лепестками, которые имеют выемку вверху и срастаются лишь в самом низу. Длина лепестков составляет, 6—8, трубки венчика — 4—5 (6) мм. Венчик содержит 5 супротивных лепесткам тычинок, которые расширенными в нижней части нитями невысоко срастаются с лепестками и имеют нектароносную ткань. Пестик один, с пятью нитевидными, редко опушенными и свободными от самого основания столбиками, 1—2 из которых могут быть короче остальных. Завязь одногнездная, линейно-цилиндрическая, постепенно переходящая в столбики. Рыльца плоскоголовчатые. Очень характерна для *A. diapensioides* распространенная в роде *Acantholimon* (Baker, 1948, 1966; Bokhari, 1973) гетеростилия. Длина столбиков в цветках *A. diapensioides* варьирует (рис. 7). На основании соотношения длины пестиков и тычинок выделены два типа цветков: длиннопестичные, в которых пестики достигают 7.5 (8) мм и оказываются на 1—3 мм длиннее тычинок или равны им, а рыльца поднимаются над плоскостью отгиба венчика примерно на 1.5 мм; короткопестичные, в которых длина пестиков составляет 4.5—5, и они обычно на 2—4 мм короче тычинок, а тычинки примерно такой же длины, как пестики в первом типе, и могут подниматься над плоскостью отгиба венчика на 1—1.5 мм. Особи с длинно- и короткопестичными цветками распространены в ценопопуляциях примерно одинаково, однако наблюдается некоторая связь гетеростилии с возрастом растений и погодными условиями сезона вегетации. Несколько большее число особей с длиннопестичными цветками насчитывалось в теплые годы. Более характерны длиннопестичные цветки для молодых и средневозрастных растений, хотя в очень теплом 1973 г. в большом количестве они отмечались у стареющих особей. Всегда в меньшем количестве особи с длиннопестичными цветками встречались в группе самых старых генеративных растений.

У цветков *A. diapensioides*, как и у *G. capituliflora*, период цветения и подготовки к нему можно разделить на три стадии: 1) плотные бутоны, 2) рыхлые бутоны, 3) открытый цветок. При переходе в стадию рыхлых бутонов лопасти чашечки слегка расходятся и в глубине ее становится виден венчик. Такое состояние обычно наступает утром и длится от 20 ч до 2 суток, в течение которых венчик удлиняется на 2.8—3 и начинает превышать чашечку на 2—2.5 мм. Одновременно идет развитие андроцея и гинецея. Более длительна и сложна стадия открытого цветка, которая продолжается в зависимости от погодных условий от 1 до 3 суток; в очень жаркую погоду венчик начинает увядать к вечеру того же дня. Эта стадия включает три фазы: а) раскрытие венчика, б) тычиночную и в) пестичную.

Раскрываются цветки *A. diapensioides* при большой амплитуде температур в приземном слое воздуха (12—40°) и относительной влажности 10—30%. Суточный ритм цветения ценопопуляций хорошо выражен, но регулируется ходом температур воздуха (рис. 8). Наиболее благоприятны для цветения акантолимона дни с температурой воздуха 17—28° (на высоте 5 см) при относительной влажности 18—30%. В такие дни в период массового цветения ценопопуляции резко выражен утренний максимум раскрытия цветков, который чаще всего падает на 10 ч, еди-

Рис. 6. Строение цветка *Acantholimon diapensioides* Boiss.

1 — соцветие, *2*, *2а* — наружные прицветники колоска, *2б*, *2в* — внутренние прицветники колоска, *3* — лепесток с тычинкой, *4* — рыльце, *5* — пестик, *6* — развернутая чашечка, *7* — плод, *8* — плод с чашечкой.

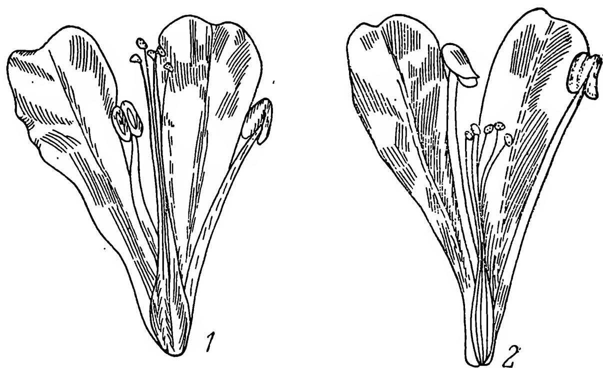


Рис. 7. Гетеростилия у *Acantholimon diapensioides* Boiss.
1 — длиннопестичный цветок, *2* — короткопестичный цветок.

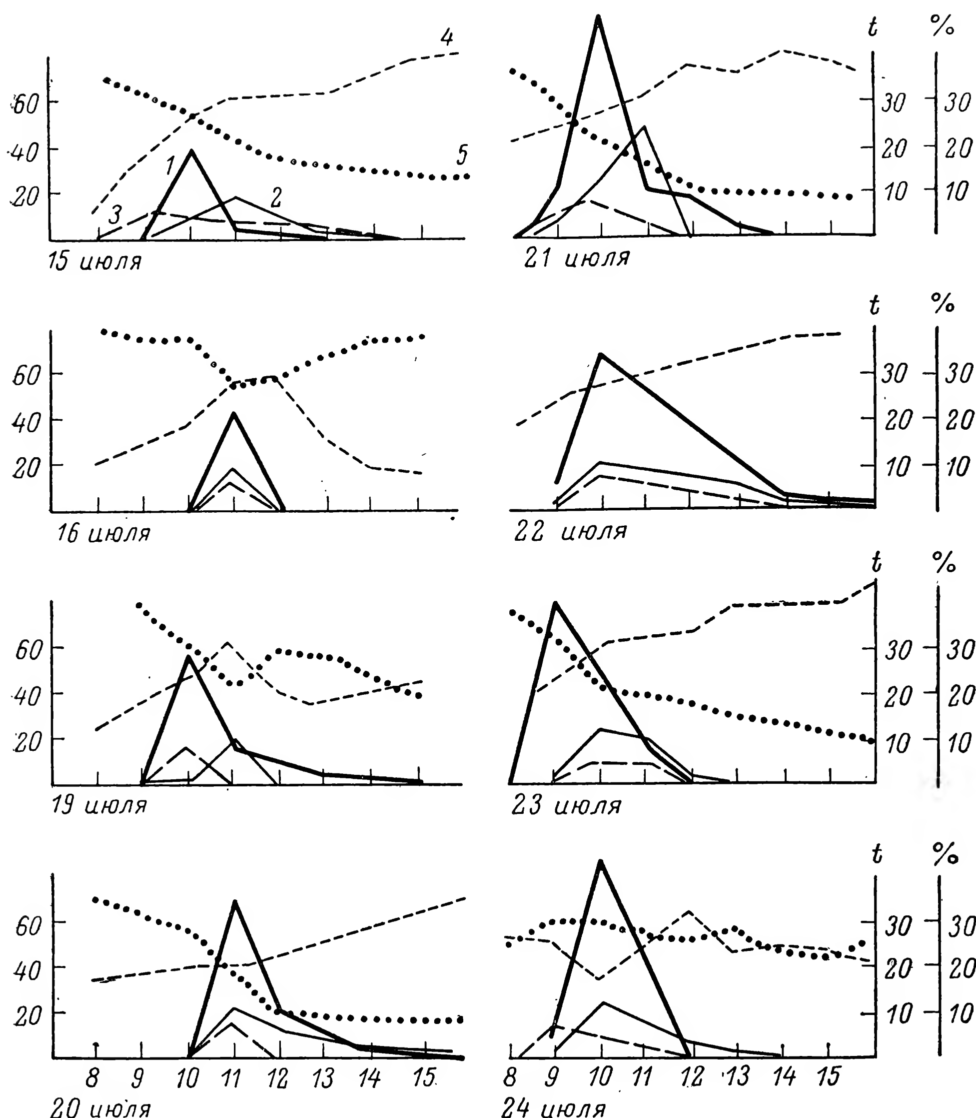


Рис. 8. Суточный ритм раскрытия цветков *Acantholimon diapensioides* Boiss. (1966 г.).

1, 2, 3 — число цветков, раскрывшихся у первой, второй и третьей особи; *4* — температура воздуха на высоте 5 см; *5* — относительная влажность воздуха на высоте 5 см.
На оси абсцисс — часы наблюдений, *на оси ординат* — температура, относительная влажность воздуха, число раскрывшихся цветков.

пичные цветки или их небольшие группы могут раскрываться с 8—8 ч 30 мин до 16 ч. Суточная ритмика цветения заметно нарушается под влиянием погодных условий, особенно температуры воздуха в предшествующие цветению дни. При очень теплых предшествующих днях максимум раскрывшихся цветков в последующий день наблюдался в 9 ч при температуре воздуха в это время 17—25°, при прохладных — смещался на 11 ч и наблюдался при температуре воздуха 25—32°. В годы, неблагоприятные по погодным условиям, цветки раскрывались постепенно в течение всего дня (8 ч 30 м—17 ч) с 2—3 небольшими максимумами (9, 11 и 13—14 ч). В особо холодные сезоны наблюдалось сравнительно равномерное раскрытие цветков с 10—12 до 14—16 ч. Строгая синхронность в раскрытии цветков у особей ценопопуляции не отмечена (рис. 8). Обычно как у разновозрастных растений, так и у особей одного возрастного состояния максимумы цветения не совпадают и при максимальном числе цветков, раскрывшемся в ценопопуляции в 10 ч, приходятся у отдельных особей

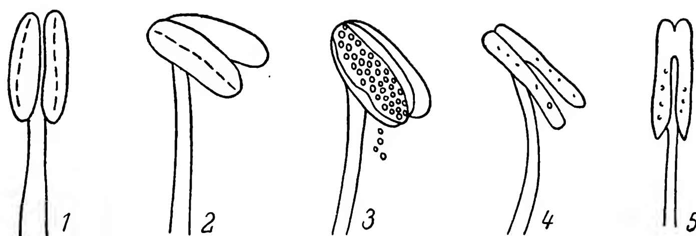


Рис. 9. Тычинка *Acantholimon diapensioides* Boiss. в плотном (*1*), в рыхлом бутоне (*2*), в момент пыления (*3*) и увядания (*4*, *5*).

на 9, 10 и 11 ч. Только в теплые безоблачные дни с очень устойчивой температурой воздуха почти у всех особей ценопопуляции максимальное число цветков раскрывается в один и тот же час. Наиболее чувствительны к погодным условиям молодые растения, старые особи цветут при большей амплитуде температур. На высотах 3900 и 4100 м над ур. м. суточный ритм раскрытия цветков акантолимона в теплые дни одинаков, в прохладные — на высоте 4100 м начало цветения и его утренний максимум запаздывают на 1—1.5 часа.

Особь *A. diapensioides* цветет от 5—7 до 13—15 (20) дней. Первыми обычно раскрываются цветки по краю подушек, т. е. развившиеся на самых молодых (календарно) побегах. Они раскрываются по одному в тех соцветиях, которые несут 2—4 цветка, реже одновременно раскрываются 2—3 цветка. В благоприятные дни на подушке зацветает одновременно до 50—180 цветков, в прохладные — не более 4—10. Наиболее активное цветение наблюдается на 5—6-й день.

Венчик бывает готов к раскрытию, как правило, к 9—11 ч и при благоприятных погодных условиях раскрывается за 1.5—2 ч. В прохладные дни его раскрытие затягивается от 6 ч до 4 суток. С началом раскрытия венчика совпадает начало тычиночной фазы: тычинки обычно начинают пылить одновременно с расхождением лепестков. В холодные годы к началу расхождения лепестков тычинки часто уже пылят или начинают пылить спустя 1—2 ч. Все тычинки в цветке пылят одновременно, лишь иногда одна—две начинают пыление на 2—3 ч раньше остальных. При благоприятных условиях основная масса пыльцы высыпается в течение 3—5 ч, при менее благоприятных — пыление цветка продолжается 1—2 суток. Во время пыления тычинки торчат вверх, иногда скучиваются (рис. 9, 10). Розовые или малиновые экстрорзные пыльники, которые вскрываются продольной щелью, достигают 0.3—0.4 мм в ширину и становятся желтыми от обилия пыльцы, приобретая через 2—3 ч фиолетовый оттенок. Отпылившие светло-фиолетовые тычинки торчат во все стороны. К концу пыления венчик, который бледнеет примерно через 1 ч после начала расхождения лепестков, становится бледно-розовым и бывает раскрыт максимально. В момент активного пыления тычинок рыльца пестика еще не готовы к восприятию пыльцы и, как правило, начинают воспринимать ее через 6—7 ч после раскрытия венчика, т. е. через 7.5—8 ч после начала пыления. Оплодотворяются они обычно на следующее утро (в 10—12, реже в 13 ч) при температуре воздуха 25—32° и относительной влажности менее 20%. Несколько быстрее (через 2—3 ч после раскрытия венчика) могут оплодотворяться рыльца в длиннопестичных цветках. Венчики таких цветков часто раскрываются очень слабо и рыльца выдвигаются в щель между лепестками. Наиболее активно оплодотворение рылец проходит в теплый безветренный пасмурный день. Оплодотворенные рыльца из желтых превращаются в оранжевые, слегка краснеют. К моменту завершения пестичной фазы венчик становится почти белым и лепестки начинают слегка закручиваться, затем нижние части лепестков собираются в более узкую трубку, а верхушки их скручиваются и сжимаются в плотный округлый комочек. После увядания венчика начинается раскрытие чашечки.

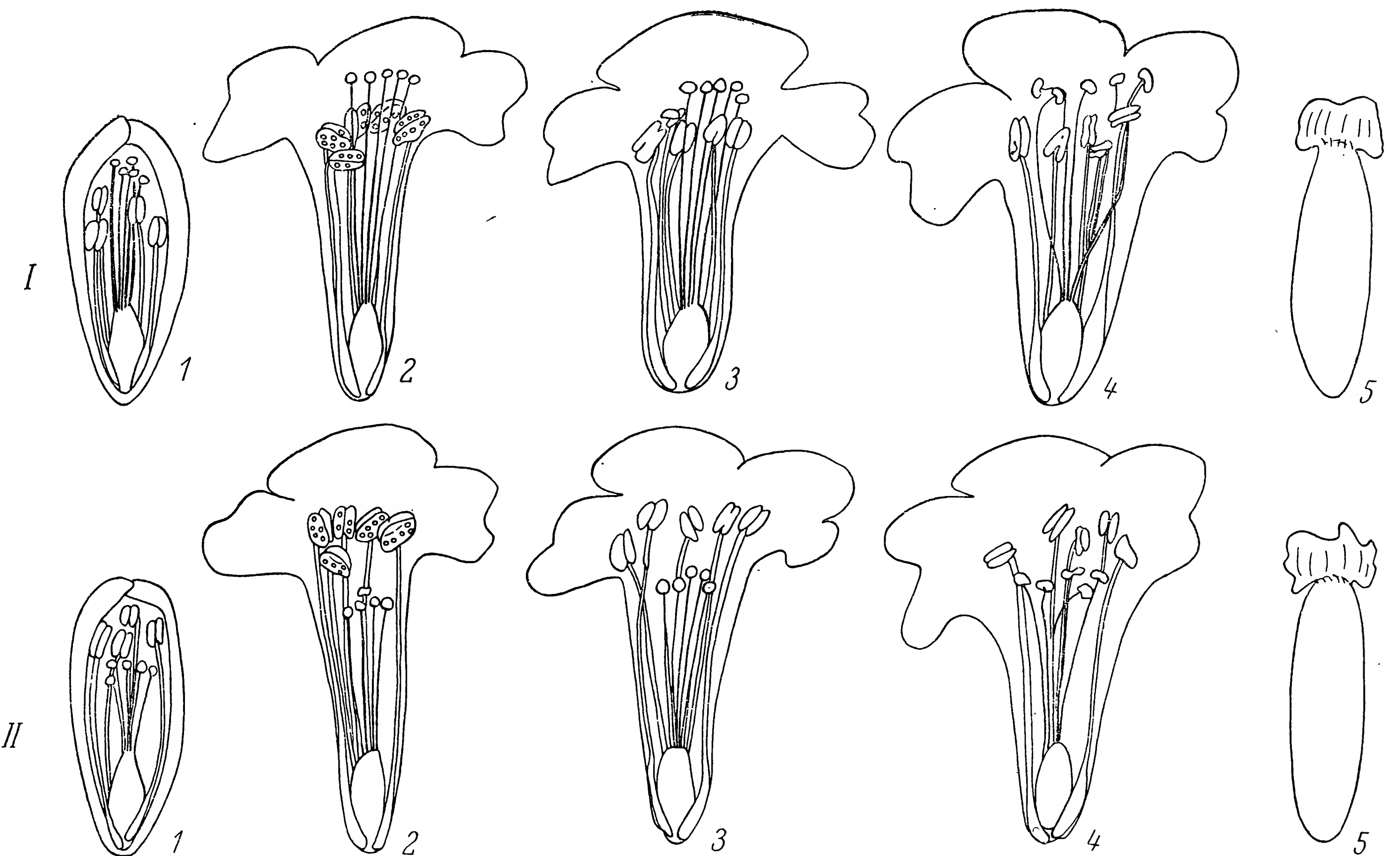


Рис. 10. Цветение хазмогамных цветков *Acantholimon diapensioides* Boiss.

I — длиннопестичный, *II* — короткопестичный цветок; *1* — рыхлый бутон, *2* — тычиночная фаза (массовое пыление), *3* — конец тычиночной фазы, *4* — оплодотворенный цветок, *5* — увядающий венчик.

Характер опыления растений-подушек довольно сложен. Цветки их имеют хорошо выраженную энтомофильную структуру, приспособления к перекрестному опылению и содержат нектар. Цветки *G. capituliflora* раскрываются в течение всего дня, для функционально обоеполых цветков характерна дихогамия (протерандрия). Пыльцевые зерна сравнительно мелкие, округлые, трехбороздные, с небольшими бугорками на поверхности экзины. Отмечен диморфизм пыльцы, проявляющийся в размерах пыльцевых зерен: около 10—20% зерен в 1.5 раза крупнее остальных. Наиболее характерна для *G. capituliflora*, как и для других видов этого рода (Турсунов, 1966; Беспалова, 1974), энтомофилия. В опылении *G. capituliflora* принимают участие распространенные на Памире (Новожилова, 1975) насекомые-опылители. Цветки его охотно посещают шмели (Bombus serrisquama), пчелы (Prosopis, Anthophora, Megachile), бабочки (Lycaena, Brenthis, Satyrus). В цветках отмечены мухи (Calliphora uralensis Vill., Larvivoridae, Asilidae, Syrphidae, Muscidae и др.). Вероятно, возможна кантарофилия: часты в цветках жуки краснотелки из сем. Trombidiidae. Насекомые-опылители появляются в ценопопуляции с раскрытием первых цветков и посещают их в течение всего дня. Максимум посещений наблюдается в теплые предполуденные и дневные часы. Однако численность насекомых-опылителей в высокогорьях Памира очень непостоянна. В значительных количествах они отмечены лишь в благоприятные по погодным условиям годы. Так, в теплом 1966 г. было много шмелей, в 1973 г. — мелких бабочек, а в холодном 1974 г. насекомых-опылителей почти не было. В связи с частым отсутствием насекомых-опылителей энтомофильным высокогорным растениям необходимы резервные способы опыления. У *G. capituliflora* таким способом является, вероятно, анемофилия. Сильные и частые памирские ветры способны переносить мелкие и легкие пыльцевые зерна качима на значительные расстояния. Эффективность ксеногамии у качима подтверждается опытами с изоляцией особей. У особей, покрытых двухслойными марлевыми мешочками, формировалось в 1966 г. от 4 до 8 семян, в 1973 г., когда продуктивность свободно цветущих растений достигала нескольких сот семян, — 1—8 семян на особь. Под изоляторами чаще завязывались семена у средневозрастных растений. Наиболее возможна у качима гейтоногамия. Специальные структуры, обеспечивающие автогамию, не обнаружены. Не обнаружена и клейстогамия, хотя можно предположить наличие в крайне неблагоприятные по погодным условиям годы экологической клейстогамии.

У *A. diapensioides* приспособления к перекрестному опылению более совершенны: помимо протерандрии, развита гетеростилия, которая сочетается с морфологическими различиями пыльцевых зерен и воспринимающей поверхности рылец. В роде *Acantholimon* отмечены мономорфизм пыльцевых зерен (Nowicke, Skvarla, 1977), диморфизм пыльцевых зерен при мономорфизме воспринимающей поверхности рылец (Baker, 1948) и диморфизм пыльцы, сочетающийся с диморфизмом воспринимающей поверхности рылец, что характерно, например, для *Acantholimon bracteatum* (Girard) Boiss. (Сурова, 1973) и видов, произрастающих в Турции (Bokhari, 1973). В длинно- и короткопестичных цветках *A. diapensioides* формируются пыльцевые зерна разных морфологических форм, которые можно отнести к типу Armeria (Erdtman, 1940). В длиннопестичных цветках развиваются зерна, выделяемые как формы A, в короткопестичных — зерна формы B (рис. 11, см. вклейку).[1]

Ф о р м а A. Пыльцевые зерна трехбороздные, сплющенно-шаровидные, в очертании с полюса трехлопастные, с экватора — сплющенно-эллиптические. Экваториальный диаметр 50.4, длина полярной оси — 39.6 мкм. Борозды широкие и короткие. Диаметр апокольпиума 21.6,

[1] Морфологическое описание пыльцевых зерен сделано Л. А. Куприяновой по постоянным препаратам, приготовленным сотрудниками палинологической группы отдела морфологии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Автор выражает глубокую благодарность Л. А. Куприановой за помощь в этом разделе работы.

ширина мезокольпиума — 32.4 мкм. Экзина толщиной 7.2 мкм, крупносетчатая. Ячеи сетки крупные, угловатые, неодинаковой формы, диаметр ячей 3.6—7.2, редко 8 мкм, стенки ячей образованы неразветвленными стерженьками, которые на углах ячей более высокие, расширенные и с тонко оттянуто-заостренной верхушкой.

Форма В. Пыльцевые зерна трехбороздные, сплющенно-шаровидные, в очертании с полюса почти округлые или треугольно-округлые, с экватора — сплющенно-эллиптические. Экваториальный диаметр 46.8—48.6 (50.4), полярная ось — 39.6 мкм. Борозды широкие и короткие. Диаметр апокольпиума 18.0, ширина мезокольпиума 36.0 мкм. Экзина толщиной 3.6 мкм, мелкосетчатая. Диаметр ячей сетки около 10 мкм. Стерженьковый слой плотный, стерженьки все одинаковые, палочковидные, неразветвленные, булавовидно-расширенные на концах.

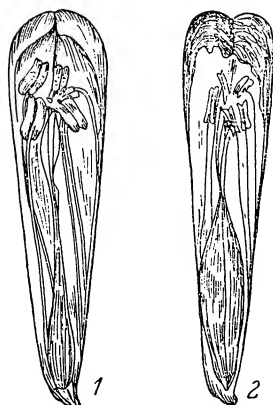
Среди зерен обеих форм встречаются более мелкие пыльцевые зерна. Они составляют около 7—10% среди зерен формы А и могут быть с двумя или одной бороздкой. Среди зерен формы В отмечено около 7%, размер которых примерно в 2 раза меньше. Среди зерен формы А часто встречаются зерна формы В. Можно было бы рассматривать это как случайный перенос на цветок инородной пыльцы насекомыми или ветром, но в закрытых пыльниках «Limonium vulgare * bahusiense» обнаружены пыльцевые зерна двух типов: среди большого количества крупносетчатых зерен были рассеяны мелкосетчатые (Erdtman, 1940). Крайне интересным представляется более детальное изучение содержимого пыльников акантолимона.

Воспринимающая поверхность рылец в длинно- и короткопестичных цветках акантолимона различна (рис. 11). В длиннопестичных цветках, где образуются пыльцевые зерна с крупносетчатым рисунком экзины (форма А), поверхность рылец и столбиков зернистая; в короткопестичных цветках формируются пыльцевые зерна с мелкосетчатым рисунком экзины (форма В), поверхность рылец и столбиков сосочковидная. Опытами по перекрестному опылению установлено, что у видов, где диморфизм пыльцы сочетается с диморфизмом воспринимающей поверхности рылец, оплодотворение происходит при попадании пыльцевых зерен формы А на рыльца с сосочковидной поверхностью, а зерен формы В на рыльца с зернистой поверхностью (Baker, 1966). Для *A. diapensioides*, как и для *G. capituliflora*, характерна энтомофилия, и цветки его часто посещают шмели, пчелы, бабочки. Однако ксеногамия не является его единственным, а в ряде случаев и основным способом опыления. При энтомофильном облике цветков и наличии тонких морфологических приспособлений к перекрестному опылению у *A. diapensioides* наблюдается явный переход к самоопылению, что объясняется, вероятно, недостатком и частым отсутствием насекомых опылителей. В 1966 г. у особей, покрытых двухслойными марлевыми мешочками, число завязавшихся семян составило 22—24% от числа цветков, в то время, как у свободноцветущих растений — 30%, в 1972 г. соответственно — 12 и 19%, в 1973 — 13 и 18%. Как видно, рыльца и столбики пестиков теряют способность сдерживать прорастание своих пыльцевых зерен и начинает развиваться самосовместимость, хотя морфологических изменений пыльцы и рыльцевой поверхности не происходит. Подобное явление рассматривается в литературе как вторичный мономорфизм (Baker, 1966). У *Limonium gmelinii* потеря сопротивляемости наблюдалась у рылец с сосочковидной поверхностью, т. е. в короткопестичных цветках (Bokhari, 1973). Характер прорастания пыльцевых зерен *A. diapensioides*, к сожалению, не изучался и может служить предметом дальнейших интересных исследований. Пока, на основании имеющихся данных, можно предположить развитие самосовместимости у рылец обоих типов.

Для *A. diapensioides* очень характерна гейтоногамия. Специальных структур, обеспечивающих автогамию, нет, но она возможна в длиннопестичных цветках, поскольку рыльца здесь часто созревают быстрее и могут опыляться пыльцой своего цветка. Характерна факультативная, или экологическая (Пономарев, 1964), клейстогамия, которая вызыва-

Рис. 12. Клейстогамные цветки *Acantholimon diapensioides* Boiss.

1 — длиннопестичный, *2* — короткопестичный цветок.



ется погодными условиями сезона вегетации и в первую очередь низкой температурой воздуха и почв. За период наблюдений наибольшее число клейстогамных цветков было отмечено в 1964 и 1965 гг., когда май и июнь были особенно холодными. Много их было и в холодном 1974 г. В большем количестве клейстогамные цветки развиваются на высоте 4100 м над ур. м. и у старых особей. На одном растении может насчитываться до 50% и более клейстогамных цветков. Пыление клейстогамных цветков начинается несколько раньше, чем хазмогамных, и завершается быстрее. Обычно клейстогамные цветки хорошо заметны. Внешне они остаются на стадии рыхлых бутонов: листочки чашечки слегка расходятся и становится виден венчик, который, как правило, темнее (темно-розовый) венчика хазмогамных цветков. Клейстогамно могут цвести как длинно-, так и короткопестичные цветки, но наиболее характерно пыление в закрытом цветке для короткопестичных цветков (рис. 12). При клейстогамном цветении длиннопестичных цветков столбики пестиков обычно сильно изгибаются и рыльца остаются под пыльниками. У акантолимона возможна и партенокарпия, в частности апомиксис.

Пыльца, продуцируемая цветками растений-подушек, хорошего качества. При окрашивании в растворе ацетокармина фертильные пыльцевые зерна составляли 70—100%. Однако число завязывающихся семян сравнительно невелико, очень изменчиво и определяется как биологическими особенностями вида, так и экологическими факторами.

Фаза плодоношения наступает у *G. capituliflora* и *A. diapensioides* во второй декаде июля—середине августа и длится, как и фаза цветения, от 20 до 45 (50) дней. Эти фазы как бы перекрывают друг друга, цветение и формирование семян идут почти параллельно. На одном растении одновременно могут существовать бутоны, цветки, зеленые и зрелые плоды, что позволяет завязывать и формировать большее число семян за сравнительно короткий теплый период. У *G. capituliflora* плоды завязываются как у обоеполых, так и функционально женских цветков. Процент цветков, в которых формируются плоды, колеблется в годы с разными погодными условиями от 10 до 70. Число семяпочек, дающих семена, значительно ниже и составляет обычно от 1—2 до 30%, в редких случаях достигая 55%. Лучше всего семена формируются в годы с теплыми днями в период бутонизации, цветения и плодоношения. В такие годы цветение наступает раньше, бывает дружным и благодаря обилию насекомых-опылителей семена хорошо завязываются, успевая созреть до наступления холодных дней. В годы с недостатком насекомых-опылителей продукция семян заметно падает, в очень холодные годы семена образуются в ничтожных количествах или отсутствуют. За период наблюдений наиболее благоприятным оказался очень теплый 1973 г.

Плод *G. capituliflora* — одногнездная продолговатая почти равная чашечке коробочка, которая раскрывается четырьмя зубцами (см. рис. 1). Длина коробочки 4—5, ширина — 1.5—1.8 в нижней части и 2—3.5 мм — в верхней. С момента оплодотворения завязи до созревания коробочки проходит 10 (8)—14 дней. Формирование плодов одной особи длится до 18—25 дней и более. В зрелой завязи развивается от 8 (9) до 16 семяпочек; в коробочке формируется от 2 до 6 семян, в очень благоприятные годы — в среднем 4 зрелых семени. Семена округло-почковидные, жесткие, черные. Вес 1000 семян варьирует от 470 до 900 мг и более. Осыпаются

семена в августе—первой половине сентября, падая на расстояние до 10, реже — 15 (20) см от материнского растения. Семенная продуктивность *G. capituliflora* варьирует в годы с разными погодными условиями в больших пределах: от 1—2 до 3—5 тыс. семян на особь.

У *A. diapensioides* число цветков, дающих плоды и семена, также очень изменчиво в годы с разными погодными условиями и обычно невелико. Плоды развиваются лишь у части цветков: как правило, у 5—40% цветков, только иногда — у 70%. Семена завязываются у 1—30% семяпочек и только в очень благоприятные годы у особей высокой жизненности — у 60—65%. Несмотря на прогрессирующее развитие самоопыления, у акантолимона, как и у качима, наиболее эффективна энтомофилия. В большем количестве семена завязываются в длиннопестичных цветках (см. таблицу), в значительно меньшем — при клейстогамном цветении. Так, в 1965 г., когда до 50% цветков и более цвело клейстогамно, число сформировавшихся семян составляло в среднем 3—4% от числа цветков. Наиболее благоприятны для *A. diapensioides*, как и для *G. capituliflora*, сезоны с теплыми периодами бутонизации, цветения и плодоношения, но *A. diapensioides* более требователен к влажности воздуха и почв.

Завязывание плодов и семян в длиннопестичных цветках *Acantholimon diapensioides* (1973 г.)

Возрастное состояние генеративных особей	Число (в %) особей с длиннопестичными цветками (на 60 м²)	Число завязавшихся (% от числа цветков)	
		плодов	семян
Молодые	44	27	20
Средневозрастные	33	24	18
Стареющие	66	35	22
Старые	36	20	16

В теплые годы, когда температурный фактор не являлся лимитирующим, в наибольшем количестве плоды и семена формировались у особей, произрастающих в более влажных местообитаниях — в поясе высокогорных степей и подушечников (4100 м над ур. м.). В холодные годы семена завязываются в основном при клейстогамном цветении и в небольших количествах. Годы с отсутствием семян у акантолимона наступают реже, чем у качима, что, вероятно, тесно связано со способностью к самоопылению.

Плод *A. diapensioides* — одногнездный односемянный продолговато-линейный с сухой свободной (не срастающейся с семенем) оболочкой, фиолетово-окрашенный. Он достигает 3—5 мм в длину и около 1 мм в ширину, довольно плотно окружен чашечкой, отгиб которой через 2—3 дня после увядания венчика начинает отворачиваться, а через 5 дней бывает отогнут полностью. Для формирования плода требуется в зависимости от погодных условий от 7 до 10—12 дней; плодоношение особи длится от 9 до 14—20 дней. Осыпаются семена в августе—первых числах сентября. Плоды опадают вместе с чашечкой и благодаря этому уносятся ветром на значительные (до нескольких метров) расстояния от материнского растения, скапливаясь в трещинах почвы и около кустов. Облетание чашечек тех цветков, у которых плоды не завязались, начинается за 5—8 дней до опадения зрелых плодов. Вес 1000 плодов достигает 920—1020 мг. Семенная продуктивность *A. diapensioides* как по числу семян, так и по весу обычно в 10—15 раз ниже, чем у *G. capituliflora*, и варьирует в годы с разными погодными условиями в значительно меньших пределах: от 1—2 до 180—300 семян на особь.

Семена растений-подушек, формирующиеся в теплые и достаточно влажные, благоприятные для развития растений вегетационные сезоны, имеют бóльший вес и высокую всхожесть (до 90—100%).

Таким образом, одно из важнейших приспособлений *G. capituliflora* и *A. diapensioides* к суровым условиям Памира — лабильность сезонного

и суточного ритмов цветения как ценопопуляции, так и отдельных особей. Ритмы цветения регулируются в основном сезонным и суточным ходом температур воздуха и почв, что позволяет растениям не только максимально использовать благоприятные для цветения дни и часы, но и сдерживать раскрытие цветков в неблагоприятные для пыления и оплодотворения периоды. В ценопопуляциях качима и акантолимона фаза цветения приходится на самые теплые декады вегетационного сезона (июль—середина августа) и основная масса цветков распускается в теплые предполуденные и дневные часы, хотя они способны раскрываться при большой амплитуде температур воздуха (12—40°). За годы наблюдений продолжительность фазы цветения в ценопопуляциях и у отдельных особей варьировала от 20 до 45—50 дней, длительность дневного цветения — от 3 до 9 ч. Цветение качима наиболее длительно в теплые, ясные и тихие дни, когда цветки раскрываются сравнительно равномерно с 9 до 17—18 ч. Период дневного цветения акантолимона, для которого в благоприятные дни характерен резко выраженный утренний (10 ч) максимум раскрытия цветков, обычно более короток (4—6 ч) и более устойчив. Самым продолжительным (вялым) цветение особей и ценопопуляции бывает в неблагоприятные по погодным условиям дни. Строгая синхронность в раскрытии цветков даже у одновозрастных особей ценнопопуляций наблюдалась только в теплые безветренные дни с очень устойчивой температурой воздуха. Наиболее чувствительны к изменению погодных условий молодые растения. Период функционирования цветка также во многом определяется температурой воздуха: цветок качима может находиться в раскрытом состоянии от 2 до 5 дней, акантолимона — от 1 до 3. Тычиночная фаза в цветках качима длится от 1 до 4 дней, в цветках акантолимона — от 3—5 ч до 2 суток.

Ярко выраженная энтомофильная структура цветков и их приспособления к перекрестному опылению (дихогамия, достаточная длительность дневного цветения и жизни цветка) способствуют развитию у *G. capituliflora* и *A. diapensioides* энтомофилии. Опыление осуществляется с помощью шмелей, пчел, бабочек; данный способ опыления наиболее эффективен у этих растений. Однако недостаточное количество насекомых-опылителей на Памире и их частое отсутствие привели к выработке у энтомофильных видов резервных способов опыления. У *G. capituliflora* таким способом становится, вероятно, опыление с помощью ветра. У акантолимона при более тонких морфологических приспособлениях к перекрестному опылению, какими является сопровождаемая диморфизмом пыльцы и рыльцевой поверхности гетеростилия, наблюдается явный переход к самоопылению: развита гейтоногамия, возможна автогамия, очень характерна экологическая клейстогамия (термоклейстогамия), предполагается апомиксис.

Пыльца подушковидных растений хорошего качества, и плоды завязываются как при перекрестном опылении, так и при самоопылении. Фаза плодоношения наступает во второй декаде июля—середине августа и длится в годы с разными погодными условиями, как и фаза цветения, от 20 до 45—50 дней. Для формирования плода *G. capituliflora* требуется от 8 до 14 дней, *A. diapensiodes* — от 7 до 12. Процент цветков, в которых развиваются плоды, наиболее высок у качима (до 70%). Число семяпочек, дающих семена, у обоих видов редко превышает 30%, снижаясь в холодные годы до 1—2%. Продукция семян растений-подушек невелика и сильно варьирует в годы с разными погодными условиями. Как правило, семенная продуктивность качима как по числу семян, так и по их весу в несколько раз выше, чем у акантолимона, и достигает в благоприятные годы 3—5 тыс. семян на особь. Продуктивность *A. diapensioides* не превышала в годы наблюдений 180—300 семян на особь, но сезоны с отсутствием семян отмечались реже. Наиболее благоприятны для цветения, опыления, завязывания и формирования плодов и семян годы с теплыми днями в период бутонизации, цветения и плодоношения. В такие годы фаза цветения бывает ранней, цветки раскрываются дружно и пылят при благоприятных погодных условиях, насекомые-опылители сравнительно обильны,

семена завязываются в больших количествах, формируются в теплые дни и имеют больший вес и хорошую всхожесть. Очень теплые и достаточно влажные летние сезоны в условиях Памира редки, но сочетание лабильности сезонного и суточного ритмов цветения, различных способов опыления и пластичности фазы плодоношения дает возможность продуцировать необходимое для сохранения ценопопуляций число хорошо всхожих семян и в менее благоприятные по погодным условиям периоды.

Характерные для Восточного Памира многолетние подушковидные растения *Acantholimon diapensioides* и *Gypsophila capituliflora*, которые относят к элементам доледникового ядра современной флоры, а в схеме филогенетических отношений рассматривают в составе менее продвинутых порядков, эволюционировали по линии приспособления в холодному и крайне засушливому климату высокогорий. Конвергенция привела к выработке у этих растений — представителей разных семейств — наряду с единой формой роста также и общих черт в характере антэкологии и экологии плодоношения.

ЛИТЕРАТУРА

Бейдеман И. Н. 1960. Изучение фенологии растений. В кн.: Полевая геоботаника, 2. Л.

Белолипов И. В. 1974. Интродукция видов рода *Acantholimon* Boiss. в условиях г. Ташкента. В кн.: Интродукция и акклиматизация растений, 11. Ташкент.

Беспалова З. Г. 1974. Особенности цветения и плодоношения степных и пустынных растений Северной Гоби. В кн.: Структура и динамика степных и пустынных экосистем МНР. Л.

Беспалова З. Г., И. В. Борисова. 1963. Фенологические наблюдения в степных сообществах с учетом морфологии и биологии растений. Бот. ж., 48, 9.

Зайцева М. Г. 1949. О развитии формы у растений-подушек. Сообщ. Тадж. ФАН СССР, 17.

Иконников С. С. 1963а. Определитель растений Памира. — 1963б. *Gypsophila capituliflora* Rupr. В кн.: Список растений гербария флоры СССР, 15. Л.

Коровин Е. П. 1961. Растительность Средней Азии и Южного Казахстана, 1.

Ладыгина Г. М. 1977. Вертикальное распределение растительности Восточного Памира. В кн.: Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л.

Левина Р. Е. 1963. К изучению ритма плодоношения травянистых многолетников. Бот. ж., 48, 10. — 1965. О ритме плодоношения травянистых многолетников (на примере *Trifolium montanum* L. и *T. alpestre* L.). Бот. ж., 50, 7.

Линчевский И. А. 1952. Род *Acantholimon* Boiss. Флора СССР, 18. — 1968. Опыт системы порядка *Plumbaginales* Lindl. В кн.: Новости систематики высших растений. Л.

Меле Л. К. 1969. Особенности вторичного роста некоторых растений-подушек Восточного Памира. Автореф. канд. дис. Л.

Новожилова Н. Н. 1975. Антэкология горечавковых Восточного Памира. В кн.: Экология опыления, 1. Пермь.

Пахомов М. М. 1965. Растительность и климат Памира в верхнем плейстоцене и в современную эпоху (по данным спорово-пыльцевого анализа). Изв. АН СССР, сер. географ., 1. — 1966. Применение спорово-пыльцевого анализа для изучения четвертичной истории растительности Памира. В кн.: Значение палинологического анализа для стратиграфии и палеофлористики. М.

Пономарев А. Н. 1960. Изучение цветения и опыления растений. В кн.: Полевая геоботаника, 2. Л. — 1964. Цветение и опыление злаков. Уч. зап. Пермского гос. унив., биология, 114.

Пономарев А. Н., Е. И. Демьянова. 1975. К изучению гинодиэции у растений. Бот. ж., 60, 1.

Работнов Т. А. 1960. Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах. Полевая геоботаника, 2. Л.

Серебряков И. Г. 1962. Экологическая морфология растений.

Станюкович К. В. 1949. Растительный покров Восточного Памира.

Станюкович М. Б. 1971. Криофитные подушечники Памира. Автореф. канд. дис. Душанбе.

Сурова Т. Г. 1973. Диморфизм пыльцы, воспринимающей поверхности рылец и особенности ультраструктуры спородермы *Acantholimon bracteatum* (Girard) Boiss. (*Plumbaginaceae* Juss.). В кн.: Морфология пыльцы и спор современных растений. Л.

Тахтаджян А. Л. 1966. Систематика и филогения цветковых растений. — 1970. Происхождение и расселение цветковых растений. Л.

Турсунов Д. 1966. Особенности цветения и плодоношения *Gypsophila paniculata* L. В кн.: Материалы по физиологии и экологии растений Средней Азии. Ташкент. — 1973. Морфо-биологическая характеристика видов мыльного корня. В кн.: Морфогенез растений аридной зоны. Ташкент.
Черняковская Е. Г. 1936. *Acantholimon diapensioides* Boiss. и цикл близких видов. Тр. Бот. инст. АН СССР, 1, 3.
Шишкин Б. К. 1936. Род *Gypsophila* L. Флора СССР, 6.
Baker H. G. 1948. Dimorphism and Monomorphism in the *Plumbaginaceae*, I. A Survey of the Family. Annals of botany, 12, 47. — 1966. The evolution functioning and breakdown of heteromorphic incompatibility systems. I. The *Plumbaginaceae*. Evolution, 20, 3.
Bokhari M. H. 1973. A brief review of stigma and pollen types in *Acantholimon* and *Limonium*. Notes from the Royal Botanic Gaden Edinburgh., 32, 1.
Erdtman G. 1940. Flower dimorphism in *Statice armeria* L. Svensk. Bot. Tidskr., 34, 4.
Nowicke J. W., J. J. Skvarla. 1977. Pollen Morphology and the Relationship of the *Plumbaginaceae*, *Polygonaceae* and *Primulaceae* to the Order Centrospermae.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 24 X 1978.

SUMMARY

Seasonal and diurnal rhythms of flowering in *Gypsophila capituliflora* and *Acantholimon diapensioides* are labile and are regulated mainly by the dynamics of air temperatures. Flowers of these plants possess clearly manifested entomophilic structure and adaptations to cross pollination. Heterostyly accompanied by dimorphism of pollen and stigma surface is very characteristic of *A. diapensioides*. In *G. capituliflora* gynodioecia is marked. In both species entomophily is developed. The auxiliary way of pollination in *G. capituliflora* is, probably, anemophily, whereas in *A. diapensioides* transition to self-pollination is observed. Seeds concept after all ways of pollination, but entomophily is most effective. Seedbuds, developing seeds in both species usually do not excede 30 per cent.

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

УДК (048.8) : 581.522.4

Л. С. Гуревич

РОЛЬ ГОРМОНАЛЬНОГО БАЛАНСА АУКСИНА И ЭТИЛЕНА В АДАПТАЦИОННЫХ РЕАКЦИЯХ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

L. S. GUREVICH. THE ROLE OF HORMONAL BALANCE OF AUXIN AND ETHYLENE IN THE ADAPTATION PROCESS OF HIGHER PLANTS

Рассматривается роль гормональной системы — одной из интегрирующих систем растительного организма — в адаптационных реакциях высших растений. Основное внимание уделяется обсуждению баланса ауксина и этилена — фитогормонов, обладающих противоположными ростовыми эффектами. Приводятся данные о неспецифическом возрастании уровня этилена и снижении содержания ИУК в растительных тканях в стрессовых условиях. Выдвигается предположение о том, что сдвиг гормонального баланса в сторону геронтогенных факторов (в рассматриваемом случае — этилена) является одной из универсальных первичных ответных реакций растений на повреждающие воздействия и служит успешному осуществлению процесса адаптации.

Живой организм может нормально развиваться в определенных условиях внешней среды. Если интенсивность факторов внешней среды или длительность их воздействия выходит за рамки естественных пределов, к которым организм приспособлен, наблюдаются изменения многих жизненно важных процессов. Способность организма в выживанию в условиях неблагоприятных внешних воздействий в значительной степени определяется наличием у него системы адаптационных реакций, имеющих как специфические, так и неспецифические черты.

Неспецифические ответные реакции растений на повреждающие воздействия

Обширная литература убеждает в том, что неспецифические ответные реакции широко распространены в растительном мире. Ярким примером этого являются работы школы В. Я. Александрова по изучению процесса тепловой закалки — возникающее повышение устойчивости клеток носит в широкой степени неспецифический характер (Александров, 1975). Многочисленные исследования, выполненные на разных уровнях организации, свидетельствуют о том, что растения реагируют сходным образом на различные, часто противоположные по своему характеру воздействия (Гойман, 1954; Тарр, 1975).

Распространенными анатомо-морфологическими реакциями на повреждающие воздействия являются торможение роста осевых органов (Гойман, 1954; Иванов, 1966; El-Beltagy, Hall, 1974; Itai, Benzioni, 1974; Тарр, 1975; Loon van, 1977, и др.), снижение митотической активности тканей (Иванов, 1966; Габараева, 1975; Габараева, Ландсберг, 1978), некрозы (Bloch, 1952; Гойман, 1954; Арциховская и др., 1970, Тарр, 1975), ускоренная дифференциация (Scott, Struckmeyer, 1955; Акимова, Родченко, 1978; Габараева, Ландсберг, 1978). Обнаружено, что анатомические изменения в патологически преобразованных тканях, индуцированные различными по своей природе агентами (химические

обработки, бактериальная или вирусная инфекция), часто поразительно похожи на те, которые наблюдаются в раневых каллусах (Bloch, 1952).

Неспецифичность ответной реакции проявляется также на уровне клеточных органелл (Brezeanu et al., 1976; Красавцев, 1977).

Независимо от природы поражающего агента в клетках живых организмов происходят однотипные изменения протоплазмы, в основе которых лежат процессы денатурации белков (Насонов, Александров, 1940).

Неспецифичность ответных реакций можно проследить и на биохимическом уровне. При самых разнообразных воздействиях отмечено увеличение активности ряда ферментов: пероксидазы (Гойман, 1954; Хандобина, 1970; Рубин и др., 1973; Тарр, 1975, и др.), полифенолоксидазы (Хандобина, 1970, и др.), рибонуклеазы (Генкель и др., 1974). Показано, что под влиянием различных видов возбудителей интенсифицируется синтез белков-ферментов de novo (Арциховская и др., 1970). Отмечено сходство в изменении обмена аминокислот и активности соответствующих ферментов при заражении болезнями и при механических повреждениях (Van Andel, 1966). Обнаружено накопление фенольных веществ в различных стрессовых ситуациях (Оканенко, Пашкарь, 1970; Хандобина, 1970; Тарр, 1975, и др.). При поражении обычно повышается интенсивность дыхания (Tomiyama, 1963; Хандобина, 1970).

Перечисленные нарушения наблюдаются при инфекционных заболеваниях, при действии экстремальных погодных условий, физических и химических факторов, в том числе такого рода агентов, с которыми растения не сталкивались на протяжении эволюции. Эти факты можно объяснить лишь в том случае, если принять, что «в силу широкой неспецифичности реакции клеток на повреждение чуждые филогенезу агенты вызывают в клетках нарушения, сходные с теми, которые развиваются при повреждающем действии „освоенных“ факторов среды» (Александров, Фельдман, 1958). Однотипные неспецифические изменения, накладываясь на специфические ответные реакции, обусловливают элементы сходства разнообразных патологических процессов.

Роль гормональной системы в защитных реакциях растений (рабочая гипотеза)

Можно полагать, что одонотипность многих основных нарушений метаболизма, наблюдаемых у растений в неблагоприятных условиях, определяется тем, что внешние раздражители действуют на какие-то конкретные физиологические «датчики», которые под влиянием самых разнообразных факторов быстро «включают» работу некоего единого координирующего защитного механизма. Это должен быть механизм, действующий на организменном уровне. Благодаря определенным сдвигам в работе этого механизма достигаются многочисленные и в большинстве случаев однотипные изменения метаболизма, а следовательно, и структуры (в частности, перечисленные выше). Мы полагаем, что подобную координирующую роль выполняет гормональная система.

На наш взгляд, правомерно предположить, что гормональная система, являющаяся одной из интегрирующих систем растительного организма, может играть кардинальную роль при адаптации растений к стрессовым условиям. Ясно, что цепь событий, первым из которых является воздействие стрессора, а конечным — адаптация к нему растения, состоит из многих звеньев, однако можно полагать, что изменения в работе гормональной системы представляют собой одно из ключевых начальных звеньев этой цепи (схема).

Это предположение основано на хорошо установленных фактах, свидетельствующих о том, что практически все процессы роста и развития растений, начиная с прорастания семян (Николаева и др., 1974) и кончая формированием пола (Хрянин, Чайлахян, 1978), цветением (Чайлахян, 1978), старением, опадением органов (Abeles F. et al., 1970; Abeles F. et al., 1971; «Plant growth regulation», 1977) и переходом в состояние



покоя (Николаева, 1977), находятся под гормональным контролем; явления фото- и геотропизма также опосредованы работой гормональной системы (Plant growth regulation, 1977). Особо важно подчеркнуть кардинальную роль гормональной системы в контроле деления, растяжения и дифференциации клеток (Гамбург, 1973), так как известно, что патологические сдвиги гормонального гомеостаза неизбежно приводят к нарушению процессов клеточного роста (Braun, 1962; Гамбург, 1973; Тарр, 1975, и др.).

Соотношение уровней фитогормонов влияет на интенсивность и направленность основных метаболических процессов: дыхания и энергетического обмена, ферментативной активности, синтеза и распада нуклеиновых кислот и белков (Боннер, 1967; Гамбург, 1973; Кулаева, 1973; Муромцев, Агнистикова, 1973; Кефели, 1974).

Гормональная система очень подвижна и может быстро перестроиться в ответ на повреждающее воздействие любого характера с тем, чтобы ввести в действие первичные защитные реакции растения. Она способна трансформировать внешние сигналы таким образом, чтобы в организме стимулировались или ингибировались определенные биохимические процессы («Plant growth regulation», 1977).

Косвенным аргументом в пользу высказанного предположения служат результаты исследований адаптационного синдрома у животных организмов. Основоположник этого учения Г. Селье, придавая огромное значение эндокринным изменениям, показал, что защитная реакция у животных организмов характеризуется прежде всего неспецифическими изменениями в работе гормональной системы. Эта стереотипная гормональная реакция является «ответом на повреждение, как таковое» (Селье, 1972).

Относительно растительных организмов до последнего времени не проводилось систематических исследований тех изменений в работе гормональной системы, которые имеют место в процессе приспособления к неблагоприятным внешним условиям, хотя установлено, что большинство заболеваний растений в той или иной степени связано с нарушением баланса рострегулирующих веществ (Braun, 1962; Рубин, Арциховская, 1968, и др.).

На наш взгляд, правомерно предположить, что универсальные перестройки в работе гормональной системы могут представлять собой одно из ключевых начальных звеньев в спектре неспецифических реакций, служащих выработке адаптации растений к неблагоприятным внешним воздействиям. Существенная роль в такого рода перестройках, как мы считаем, принадлежит гормональной паре ауксин—этилен.

Антагонизм ауксина и этилена в регуляции процессов роста и развития растений

Известно, что ростовые эффекты ауксина и этилена во многих случаях носят противоположный характер: ауксин благоприятствует росту клеток в продольном направлении (Гамбург, 1976; Полевой, Саламатова,

1977; «Plant growth regulation», 1977), этилен усиливает латеральный рост (Pratt, Goeschl, 1969; Burg, 1973, Pegg, 1976), ауксин способствует активации клеточного деления (Гамбург, 1976, и др.), этилен тормозит его (Pratt, Goeschl, 1969; Burg, 1973; Sargent et al., 1973; Osborne, 1974, 1977); высокая концентрация ауксина свойственна молодым тканям, синтез этилена интенсифицируется при старении; ауксин препятствует созреванию и опадению органов, этилен стимулирует эти процессы (Abeles F. et al., 1970; Abeles F. et al., 1971). По мнению Осборн (Osborne, 1974, 1977), противоположный характер действия этих двух гормонов, газообразная природа этилена делают особенно тонким механизм регуляции клеточного роста, формы и размера клеток, тем более что уровни ауксина и этилена в ткани взаимосвязаны. Известно, что выработка этилена в значительной степени определяется уровнем эндогенной или примененной экзогенно ИУК (Kang et al., 1971; Osborne, 1977); а высокие концентрации этилена резко снижают уровень ауксина в ткани (Lieberman, Knegt, 1977).

Изменения содержания ауксина и этилена в растительных тканях при стрессовых воздействиях

Есть основания полагать, что в условиях стресса происходит неспецифическое смещение баланса двух рассматриваемых гормонов — снижение уровня ИУК и возрастание содержания эндогенного этилена.

Такого рода гормональную реакцию нам удалось экспериментально выявить в опытах с проростками тыквы (сорт Мозолеевская-10), подвергнутыми в процессе прорастания воздействию химических агентов из класса N-нитрозосоединений (НС): обнаружены интенсификация выработки этилена и резкое снижение уровня эндогенной ИУК (Гуревич, Беккер, 1977, 1978). К сожалению, в настоящее время практически отсутствуют исследования, в которых одновременно определялись бы уровни эндогенных ИУК и этилена в растительной ткани, подвергнутой неблагоприятным воздействиям, однако имеются сведения об изменении содержания каждого из этих гормонов по отдельности в подобных ситуациях.

Изменение уровня этилена в ответ на повреждающее воздействие. Анализ современной литературы убедительно доказывает, что уровень этилена в пораженной растительной ткани изменяется однотипно: практически во всех изученных случаях была обнаружена интенсификация выделения этилена. Так, например, усиление синтеза этилена наблюдается при поражении растительных тканей патогенными грибами и микроорганизмами, представляя собой одно из характерных свойств паразито-хозяинных взаимоотношений (Sequeira, 1973; Pegg, 1976). Доказано участие этилена в нарушениях, вызываемых инокуляцией вирусом табачной мозаики (Loon van, 1977).

При исследовании действия различных патогенов (19 видов) на растения (12 видов) зафиксирована интенсификация выделения этилена (Williamson, 1950). Повышение уровня этилена является составной частью реакции растений на поранение (Hanson, Kende, 1976; Elstner, 1978), воздействие γ-облучения (Shah, Maxie, 1965), неблагоприятных температурных условий (Cooper et al., 1969),[1] разнообразных по своей природе химических агентов (Pratt, Goeschl, 1969). Высказано предположение (Pratt, Goeschl, 1969), что действие многих химикатов опосредовано выработкой этилена. Синтез этилена интенсифицируется в условиях водного дефицита и затопления (El-Beltagy, Hall, 1974), при столкновении растительных тканей с механическими препятствиями, например при росте корней в твердых почвах (Wain, 1977), а также в ряде других стрессовых ситуаций (Goeschl et al., 1966).

Разнообразие факторов, приводящих к усилению синтеза этилена в растительных тканях, делает обоснованным предположение об универ-

[1] Обнаружено, что увеличение содержания в атмосфере антагониста этилена — углекислого газа (Burg, 1973) — интенсифицирует симптомы повреждения холодом (Lyons, 1973).

сальном характере такого рода ответной реакции растений на любое стрессовое воздействие. В связи с этим в литературе введен термин «стрессовый» этилен (stress-induced ethylene) (A. Abeles, F. Abeles, 1972).

Известно, что в здоровых растительных тканях этилен синтезируется из метионина (Baur et al., 1970). Есть экспериментальные основания считать, что эта аминокислота является предшественником также на пути образования «стрессового», в частности «раневого», этилена (Hanson, Kende, 1976). Следует подчеркнуть, что «стрессовый» этилен имеет хозяинное происхождение (Pegg, 1976). Полагают, что инокуляция стимулирует выработку этилена не только из метионина, но также из продуктов деградации клеточной стенки (Sequeira, 1973), т. е. растительный организм мобилизует запасные пути синтеза этилена, чтобы резко повысить его содержание в ткани. Очень быстрое и резкое возрастание уровня гормона достигается, по-видимому, также за счет уникальной способности этилена аутокаталитически усиливать свой собственный синтез, благодаря, как полагают, его влиянию на структуру и проницаемость мембран (Kende, Hanson, 1977).

Изменение уровня ауксина в стрессовых условиях. Перейдем к обсуждению литературных данных, касающихся изменений уровня в растительных тканях второго компонента рассматриваемой нами гормональной пары — ИУК — в ответ на повреждающие воздействия. К сожалению, имеющиеся сведения чрезвычайно неоднородны, так как относятся к различным фазам развития патологических процессов, причем очень редко исследовались самые первые этапы. Обычно анализы проводились на тех стадиях, когда повреждение явно проявлялось морфологически.

Снижение уровня ИУК наиболее четко выявлено для случаев патологического роста, вызванного неинфекционными причинами. Предполагают что дефицит гормона, возникающий вследствие γ-облучения, связан с ингибированием системы синтеза ИУК [2] (Ussuf, Nair, 1971). Полагают, что замедление роста, вызванное дефицитом воды, связано со снижением уровня ауксина (Hsiao, 1973). Отмечено снижение содержания ауксина при недостатке элементов минерального питания (Смирнов и др., 1977).

Вероятно, при действии непаразитных факторов этап защитной реакции, заключающийся в снижении уровня ИУК, проявляется в наиболее «чистом» виде. При инфекционных заболеваниях обнаружение реакции в чистом виде значительно затруднено, так как заражение представляет собой сложный процесс взаимодействия двух живых функционирующих систем — растения и патогена. Однако и в этих случаях удавалось наблюдать уменьшение содержания ИУК в тканях. Так, например, гипоауксиния наблюдалась на десятые сутки после поражения редиса негаллообразующей тлей Myzus persicae (одновременно отмечено уменьшение содержания гиббереллинов и цитокининов—Hussain et al., 1973). Падение уровня ИУК отмечено в ряде случаев вирусных инфекций, вызывающих опадение листьев [3] (Gwyneth Dyson, Chessin, 1961). Показано, что первоначальной реакцией на поражение мучнистой росой устойчивого к ней сорта ячменя является снижение содержания ИУК (Vizárová, 1973). В обзоре Томияма (Tomiyama, 1963) подчеркивается, что снижение уровня ИУК (и одновременное повышение содержания оксидазы-ИУК), отмеченное в тканях ряда устойчивых к вредителям сортов, приводит к созданию условий, затормаживающих рост и развитие патогена.

Однако наряду с приведенными выше фактами, свидетельствующими о неспецифическом падении уровня ИУК в тканях, подвергнутых воздействию неблагоприятных факторов, существуют сведения о повышенном содержании этого гормона в пораженных тканях, особенно при инфекционных заболеваниях, сопровождающихся усиленной пролиферацией тканей. Гиперауксиния, например, отмечается при киле крестоцветных (Butcher

---

[2] Для аналогичных случаев установлено возрастание уровня этилена (см. выше).
[3] Здесь также установлено возрастание уровня этилена (см. выше).

et al., 1974, и др.), пузырчатой головне кукурузы (Дворецкая, 1966; Кузнецов и др., 1970, и др.), раке картофеля (Оканенко, Пашкарь, 1970, и др.), пероноспорозе лука (Рункова, Талиева, 1978, и др.), поражении моркови Phoma rostrupii (Хандобина, 1970) и т. д., причем в трех последних случаях отмечено параллельное возрастание уровня ингибиторов оксидазы-ИУК. В тканях корончатых галлов, возникающих при поражении раневым паразитом Agrobacterium tumefaciens, обнаружены высокие уровни ИУК (Braun, 1962). Интересно, что в процессе заживления раны наиболее чувствительным к действию A. tumefaciens этапом является период первого сильного всплеска митотической активности (следовательно, высокий уровень ИУК благоприятствует поражению), когда же процесс заживления близок к завершению, клетки растения становятся нечувствительными к воздействию патогена (Braun, 1962).

Гиперауксиния пораженных тканей, так же, как отмеченная выше интенсификация выработки этилена, имеет, по-видимому, хозяинное происхождение (Braun, 1962; Кузнецов и др., 1970). Роль возбудителя, как считают, состоит в том, что он побуждает растение к синтезу ростовых веществ (Гойман, 1954; Braun, 1962; Рубин, Арциховская, 1968). Можно полагать, что повышение содержания ИУК не является проявлением защитной реакции растения-хозяина, а, напротив, создает благоприятные условия для развития патогена. Известно, что многие паразиты поражают только высокомеристематизированные ткани (Дунин, 1948; Оканенко, Пашкарь, 1970), вырабатывающие значительные количества ауксина и в условиях нормального развития; под влиянием патогена синтез ауксина еще более активируется, что приводит благодаря аттрагирующему действию гормона к возрастанию притока питательных веществ к зоне инфекции, т. е. к созданию оптимальных условий для развития патогена.[4] В то же время при успешном сопротивлении растения развитию патологического процесса основная масса ИУК переводится в неактивную, связанную форму (Дворецкая, 1966).

Таким образом, гипоауксиния тканей широко распространена в случаях активного сопротивления растения действию стрессовых факторов и может, по-видимому, рассматриваться как существенный элемент защитной реакции.

Адаптационные изменения, вызываемые смещением баланса ауксина и этилена в условиях стресса

Попытаемся ответить на вопрос, каким образом неспецифические нарушения баланса ауксина и этилена могут способствовать адаптации растений к действию неблагоприятных факторов.

Роль повышения уровня этилена в выработке защитной реакции. Защитное действие этилена было продемонстрировано, например, в экспериментах с растениями батата, инфицированными *Ceratocystis fimbriata*: газообразные продукты, выделяющиеся из инфицированной ткани, повышают устойчивость здоровых растений, причем активным компонентом газовой фазы является этилен. Повышение устойчивости достигается также при инкубации ткани с непатогенными, но индуцирующими синтез этилена штаммами, либо обработкой растений этиленом в течение нескольких дней (Stachman et al., 1966).

Полагают, что биохимической основой защитного действия этилена является его способность увеличивать активность ряда ферментов (Abeles F. et al., 1971; Loon van, 1977). При этом особую роль приписывают пероксидазам, активность которых возрастает после обработки растительных тканей этиленом (Омельченко, Андреева, 1976) и часто коррелирует с устойчивостью к поражению. Увеличение активности пероксидазы,

---

[4] В процессе заживления ран также наблюдается усиленный приток питательных веществ к зоне поражения (Bloch, 1952), что может быть в значительной степени связано с образованием вторичной меристемы и повышением уровня ауксина в ткани.

отмеченное при действии как инфекционных (Tomiyama, 1963; Нилова, Ксендзова, 1972; Рубин и др., 1973; Loon van, 1977, и др.), так и неинфекционных факторов (Рубин и др., 1973; Чиркова и др., 1973), рассматривают как неспецифический (Рубин и др., 1973) элемент защитной реакции.[5]

Повышение активности пероксидаз может вызывать ускоренную деградацию ауксина (пероксидаза способна выполнять роль оксидазы ИУК (Гамбург, 1976), приводя к снижению уровня ИУК в тканях, что и отмечалось при разнообразных неблагоприятных воздействиях (см. выше).

Предполагаемая роль пероксидаз в выработке устойчивости заключается также в том, что они окисляют фенольные соединения до кислот, которые превращаются затем в токсические фунгицидные хиноны (Омельченко, Андреева, 1976; Pegg, 1976). Полагают, что антибиотическую роль, помимо пероксидазы, могут выполнять глюканаза и хитиназа, активность которых возрастает после обработки этиленом (A. Abeles, F. Abeles, 1972).

Протекторное действие «стрессового» этилена может быть, по-видимому, связано также с его способностью стимулировать синтез фитоалексинов (Chalutz, Stachman, 1969). Отмечено стимулирующее действие метионина — предшественника биосинтеза этилена — на выработку в эпидермальных клетках бобов пизатина (Van Andel, 1966), с образованием которого связывают устойчивость изолированных бобов гороха к грибным инфекциям (Chalutz, Stachman, 1969).

Перейдем к рассмотрению структурных изменений, возникающих при интенсификации выработки этилена и могущих выполнять защитную функцию. Широко известна способность этилена вызывать утолщение клеточных стенок растительных тканей (Burg, 1973; Machlachlan, 1977; Osborne, 1977). Этот факт хорошо коррелирует с отмеченным выше возрастанием активности пероксидазы, участвующей в синтезе лигнина и его производных (Saunders et al., 1964). Толщина клеточной стенки в ряде случаев определяет устойчивость растений, служа эффективным барьером для многих патогенов и других повреждающих факторов (Bloch, 1952; Гойман, 1954; Tomiyama, 1963). Э. Гойман (1954) отмечает, что одревесневшие ткани характеризуются общей устойчивостью ко всем грибам, не образующим лигниназ. Известно множество примеров утолщения наружных стенок клеток, лежащих на несколько слоев глубже зоны поранения, причем эти гистологические изменения можно наблюдать уже через 24 часа после травмирования[6] (Bloch, 1952). По-видимому, присутствием высоких концентраций «стрессового» этилена, активирующего синтез компонентов клеточной стенки, объясняются неспецифические структурные изменения: возникновение слоев опробковевших клеток при действии химикатов (Bloch, 1952), при повышенном механическом давлении (Wilson et al., 1977), образование лигнифицированных футляров вокруг гиф патогенных грибов (Дунин, 1956), а также формирование аналогичных структур в ответ на протыкание ткани иглой (Tapp, 1975). Показано, что прокалывание или смазывание листьев табака этрелом, разлагающимся в растительной ткани с выделением этилена (Warner, Leopold, 1969), приводит к нарушениям, практически идентичным тем, которые возникают при инокуляции вирусом табачной мозаики, причем размер образующихся некротических пятен пропорционален концентрации этрела. Параллельно наблюдается изменение качественного и количественного составов изоэнзимов пероксидазы. Ван Лун (Loon van, 1977)

---

[5] Высказано мнение о важной роли пероксидаз в биосинтезе этилена из метионина (Dubuw, 1976); таким образом, уровни этилена и пероксидаз в ткани оказываются взаимозависимыми.

[6] Установлено, что раневое раздражение повышает устойчивость клеток, граничащих с зоной поранения, к действию поражающих факторов иной природы (Фельдман, 1960).

приходит к выводу о кардинальной роли этилена в изменении метаболизма растения в ходе развития реакции сверхчувствительности.

В связи со способностью этилена влиять на структуру клеточной стенки уместно остановиться на результатах, полученных недавно Г. П. Акимовой и О. П. Родченко (1977, 1978) при исследовании процесса лигнификации клеток корней кукурузы, различных по устойчивости к низкой температуре сортов. Для клеток устойчивого сорта установлены более высокие темпы лигнификации на фоне значительного повышения активности пероксидазы.[7] Высокий темп дифференциации этих клеток авторы считают приспособительной реакцией. Аналогичная ответная реакция, как следует из вышеизложенного, стимулируется этиленом. В то же время высказано предположение о том, что для начала процесса дифференциации необходимо снижение содержания ИУК в ткани до некоего минимального уровня (Mitsugu, Eizo, 1976).

Полагают, что важная функция стрессового этилена заключается в стимуляции опадения пораженных органов (Pratt, Goeschl, 1969). Оно основано на способности этилена интенсифицировать старение и опадение органов в процессе нормального онтогенеза (Burg, 1973; Addicott, Wiatr, 1977). Так, например, усиленное старение и опадение листьев при водном стрессе, протекающие на фоне резкого возрастания уровня эндогенного этилена, имеют приспособительное значение, так как препятствуют потере влаги за счет транспирации (El-Beltagy, Hall, 1974).

Тарр (1975) отмечает, что выпадение пораженных участков при дырчатой пятнистости и преждевременное опадение листьев, как это наблюдается при черной пятнистости розы, могут рассматриваться как защитный механизм, так как эти процессы препятствуют распространению патогена.

Таким образом, участие этилена в ответных реакциях растений на поражение связано с его способностью ускорять темпы старения и развития растительного организма (введен термин: этилен — «гормон старения», gerontological hormone) (Abeles F. et al., 1970).

Роль снижения уровня ауксина в выработке защитной реакции. Процесс ускоренного старения контролируется не только увеличением уровня этилена, но и падением содержания его антагониста — ауксина.[8] «Ювенильное» действие ИУК, как полагают, связано с активацией работы ауксинзависимой «протонной помпы». Удаление протонов из цитоплазмы снижает активность кислых гидролаз, что приводит к торможению процессов деградации. Одновременно обмен протонов на катионы способствует стабилизации внутриклеточных структур (Полевой, Саламатова, 1977). Процесс нормального старения тканей сопровождается смещением pH клеточного сока в кислую сторону (Гойман, 1954). Аналогичное явление имеет место, например, при заражении устойчивых сортов капусты Botrytis cinerea (Аксенова, Брынза, 1970). В то же время в растительных тканях, пораженных бактериальным раком и характеризующихся повышенным содержанием ауксина, обнаружен сдвиг pH в щелочную сторону (Гойман, 1954), что может быть в определенной степени связано с активацией ауксином работы «протонной помпы». Ослабление ее работы «протонной помпы» при снижении уровня ауксина должно приводить к активации откладывания пектата кальция в клеточных стенках и к упрочению последних, что несомненно играет защитную роль (Kuč, 1968). Следует отметить, что сдвиг pH, имеющий место при нарушении баланса двух рассматриваемых гормонов, является универсальным фактором регуляции внутриклеточного метаболизма, так как при этом выводятся из активной работы одни группы ферментов и создаются оптимальные условия для работы других ферментных систем. Таким образом, падение уровня ауксина в ткани (так же, как рост содержания

[7] Возрастание активности пероксидазы наблюдается при естественном старении растительных тканей (Омельченко, Андреева, 1976, и др.).

[8] Роль других гормонов в этом процессе кратко рассматривается в последнем разделе статьи.

этилена) способствует геронтологическим изменениям.[9] В то же время развитие патологических процессов, сопровождающихся усиленной пролиферацией клеток, связано с искусственным поддержанием ткани в молодом, метаболически активном состоянии. Так, показана принципиальная аналогия между тканями раковых наростов и молодыми тканями зачаточных ростков картофеля по ряду параметров, характеризующих процессы роста и развития. Полагают, что «раковые наросты представляют собой определенную возрастную стадию развития нормального организма (патологически задержанную или „возвращенную“)» (Оканенко, Пашкарь, 1970). Согласно М. С. Дунину (1948), болезнеустойчивость клетки в значительной степени зависит от темпов ее развития и от уровня ее онтогенетического старения, причем на первых этапах своего развития растения часто бывают особенно чувствительны к поражению. В то же время старая ткань обычно менее поражаема (Тарр, 1975).

Таким образом, способность растения ускорять темпы своего развития путем увеличения содержания «гормона старения» — этилена и снижения уровня его антагониста — ИУК, по-видимому, в значительной степени определяет его устойчивость к повреждению: формирование утолщенных клеточных стенок и снижение метаболической активности представляет собой весьма эффективную защитную реакцию как в случае инфекционных заболеваний, так и при воздействии факторов непаразитарной природы.[10] Можно поэтому полагать, что описанные выше случаи гипоауксинии и интенсификации синтеза этилена свидетельствуют об активном сопротивлении растения действию неблагоприятных факторов. По-видимому, направленное воздействие на баланс ювенильных и геронтогенных гормональных факторов может быть эффективным при защите растений от повреждающих воздействий.

Геронтологические изменения проростков тыквы при воздействии N-нитрозосоединений. Результаты комплексного исследования нарушений гормонального баланса (ИУК—этилен) и сопутствующих морфолого-анатомических и ультраструктурных изменений в проростках тыквы, подвергнутых воздействию НС, свидетельствуют в пользу обсуждаемой гипотезы. Как отмечалось выше, НС вызывают резкое падение уровня свободной ИУК в пораженных тканях (причем имеет место выраженный концентрационный эффект НС — Гуревич, Беккер, 1977) и стимулируют выделение этилена (Гуревич и др., 1978; Беккер и др., 1979). Обнаружено торможение полярного транспорта ИУК в этих условиях (Гуревич, Беккер, 1978), что является характерным эффектом этилена [11] (Burg, 1973).

На этом фоне наблюдаются резкое торможение роста осевых органов проростков и образование в зоне перехода гипокотиль—корень явно выраженных бульбообразных разрастаний.[12]

---

[9] Эффект «старения» растительных клеток под действием неблагоприятных факторов отмечен и в исследованиях на ультраструктурном уровне (Brezeanu et al., 1976). В частности, наблюдается неспецифическая дегенерация хлоропластов при действии факторов как непаразитарной (Удовенко, Чернышова, 1977), так и паразитарной природы (Рубин и др., 1977). В связи с этим отметим интенсификацию деградации хлорофилла при воздействии экзогенного этилена (Jahn et al., 1973).

[10] В. Я. Александров (1965) приводит многочисленные сведения о снижении метаболической активности белков и интенсивности ряда клеточных функций в состоянии повышенной устойчивости к действию тепла и холода.

[11] Предположение о возможной роли этилена в механизме действия НС на проростки тыквы высказано А. М. Беккер.

[12] Возникновение тканевых вздутий, содержащих гипертрофированные в латеральном направлении клетки (Scott, Struckmeyer, 1955; Иванов, 1966; Габараева, 1975; Габараева, Ландсберг, 1978, и др.), наблюдается при действии факторов разной природы, в частности ауксинов (Николаева и др., 1974; Чкаников и др., 1978). Аналогичные результаты были получены в наших опытах с проростками тыквы при аппликации ИУК (2%-я ланалиновая паста) (Беккер и др., 1979). Можно полагать, что в подобных случаях действие экзогенной ИУК опосредовано выработкой эндогенного этилена, индуктором синтеза которого, как известно, она является (Kang et al., 1971).

Наблюдаемая тератологическая реакция обусловлена ингибированием процесса клеточных делений и усиленной латеральной гипертрофией клеток коровой и сердцевинной паренхимы гипокотиля и корня. Отмечена ускоренная дифференциация в корневой зоне (Габараева, Ландсберг, 1978).

На ультраструктурном уровне обнаружены явное утолщение клеточной стенки и значительное увеличение длины мембран эндоплазматического ретикулума (ЭР) (Гуревич и др., 1978; Беккер и др., 1979). Можно считать, что эти явления взаимосвязанны, так как считают, что на мембранах ЭР вырабатываются ферменты, ответственные за построение компонентов клеточной стенки (Machlachlan, 1977). Отметим, что образование непрерывных концентрических тяжей ЭР характерно для клеток, подвергнутых действию низких температур и других неблагоприятных факторов (Красавцев, 1977).

Полученные при изучении проростков тыквы результаты находят свое логическое объяснение с точки зрения вышеизложенных представлений о роли этилена и ИУК в регуляции ростовых процессов. Сдвиг баланса в сторону этилена вызывает падение митотической активности тканей (Pratt, Goeschl, 1969; Burg, 1973). Одновременно под влиянием повышенных концентраций этилена меняется ориентация откладки микрофибрилл целлюлозы в клеточной стенке с поперечного направления на продольное, что стимулирует латеральное растяжение клеток и затрудняет их продольный рост (Sargent et al., 1973). Утолщение клеточной стенки, наблюдаемая дегенерация протопласта, ускоренная дифференциация являются свидетельством быстрого старения пораженных НС тканей, связанного с падением уровня ювенильного и повышением уровня геронтогенного гормонального фактора. Аналогичный комплекс морфологических и ультраструктурных нарушений наблюдался при обработке проростков тыквы этиленом в широком диапазоне концентраций. Аэрация сосудов с проростками, снижающая уровень этилена в тканях, приводила к резкому торможению развития утолщений на проростках (Беккер и др., 1979). Таким образом, сдвиг баланса ауксин—этилен в сторону последнего объясняет всю сумму полученных результатов.

Изменение содержания других фитогормонов при неблагоприятных воздействиях

Естественно ожидать, что в стрессовых условиях должны происходить согласованные и неспецифические изменения уровней других фитогормонов, которые имеют адаптивный характер. Однако этот вопрос выходит за рамки данной статьи, поэтому ограничимся лишь весьма краткими сведениями. В целом ряде стрессовых ситуаций отмечено значительное увеличение содержания в растительных тканях абсцизовой кислоты (АБК) — гормона, стимулирующего наряду с этиленом процессы нормального старения и опадения органов (Addicott, Wiatr, 1977, и др.). Повышение уровня АБК отмечено при водном стрессе (Itai, Benzioni, 1974; Rasmussen, 1976), пониженных (Федорова, 1977) и повышенных (Itai, Benzioni, 1974) температурах, γ-облучении (Degani, Itai, 1976), засолении (Mizrahi et al., 1971), недостатке элементов минерального питания (Boussiba, Richmond, 1976), обработке ауксинами и гормональными гербицидами (Чкаников и др., 1978), причем эта реакция наступает очень быстро (Федорова, 1977). Полагают, что подобные изменения служат обеспечению гомеостаза организма в неблагоприятных условиях среды (Федорова, 1977). Например, при водном стрессе увеличение содержания АБК имеет адаптивное значение, так как возрастание уровня ингибитора способствует закрытию устьиц и уменьшению транспирации (Wright, 1969). Этот же механизм может предохранять растение от поражения патогенами, проникающими через устьица.

Таким образом, так же как в случае этилена, уровень АБК растет в неблагоприятных условиях, причем есть основания считать, что уровни

этих двух гормонов взаимосвязанны (Mayak, Dilley, 1976; Чкаников и др., 1978).

В то же время содержание гормональных факторов, активирующих рост и задерживающих старение, в стрессовых условиях падает (относительно ауксина такого рода факты были приведены выше). Есть, например, данные о снижении уровня гиббереллинов при водном стрессе (Reid et al., 1969), при поражении редиса негаллообразующей тлей Myzus persicae (при этом одновременно снижается содержание ауксинов и цитокининов — Hussain et al., 1973). Имеются многочисленные сведения о понижении уровня цитокининов (ЦК) при разного рода неблагоприятных воздействиях (Brady et al., 1974; Itai, Benzioni, 1974, и др.). Известно, что ЦК обладает омолаживающим действием на растительные ткани и выступает как антагонист АБК. Высказано предположение, что ответ растений на водный стресс может быть связан с изменением баланса АБК—ЦК (Brady et al., 1974). Было показано, что соотношение этих гормонов изменяется однотипно при изменении различных компонентов микроклимата: радиации, влажности, температуры. Во всех случаях наблюдается сдвиг в сторону фактора, стимулирующего старение, — АБК (Itai, Benzioni, 1974). Авторы считают такого рода гормональную реакцию адаптивной.

Выше были изложены подробные сведения об уменьшении содержания ИУК и возрастании уровня этилена в растительных тканях в различных стрессовых ситуациях. Сопоставляя их с данными об изменении уровней других фитогормонов, можно высказать предположение о том, что сдвиг гормонального баланса в сторону факторов, ускоряющих старение, носит неспецифический характер и способствует успешному осуществлению процесса адаптации.

Таким образом, можно полагать, что в неблагоприятных условиях в растительном организме происходит неспецифическое смещение баланса гормональных регуляторов в пользу геронтогенных факторов и этот сдвиг должен способствовать успешной выработке защитной реакции. Первичные неспецифические гормональные реакции служат, по-видимому, подготовительным этапом процесса адаптации, создавая соответствующие условия (энергетические, синтетические и т. д.) для успешного осуществления всего комплекса защитных реакций растительного организма. Этот комплекс включает в себя и элементы специфичности. Полная картина ответной реакции растения на действие стрессовых факторов представляет собой результат наложения специфических реакций на однотипные универсальные изменения, среди которых важная роль принадлежит сдвигу в балансе фитогормонов.

Благодарю А. М. Беккер за деловую помощь, оказанную мне при работе над статьей; Н. И. Габараеву и Ю. К. Новожилова за полезное обсуждение основных положений статьи.

ЛИТЕРАТУРА

Акимова Г. П., О. П. Родченко. 1977. Изменения активности пероксидазы в клетках корней кукурузы в условиях низкой положительной температуры. ДАН СССР, 234, 6. — 1978. Степень сформированности оболочки клеток корней кукурузы при замедлении их скорости роста низкой положительной температурой. Физиол. раст., 25, 2.

Аксенова В. А., Р. В. Брынза. 1970. Некоторые свойства протопласта тканей капусты в связи с устойчивостью к *Botrytis cinerea*. В кн.: Физиология и биохимия здорового и больного растения. М.

Александров В. Я. 1965. Проблема авторегуляции в цитологии. Реактивное повышение устойчивости клеток к действию повреждающих агентов (адаптация). Цитология, 7, 4. — 1975. Клетки, макромолекулы, температура.

Александров В. Я., Н. Л. Фельдман. 1958. Исследование реактивного повышения устойчивости клеток при действии нагрева. Бот. ж., 44, 2.

Арциховская Е. В., С. С. Андреенко, М. Е. Ладыгина. 1970. Научная, педагогическая и общественная деятельность Б. А. Рубина (к 70-летию со дня рождения). В кн.: Физиология и биохимия здорового и больного растения. М.

Беккер А. М., Ю. К. Новожилов, Л. С. Гуревич. 1979. Образование эндогенного этилена при воздействии N-нитрозосоединений на проростки *Cucurbita pepo* L. Биол. науки, 3.
Боннер Дж. 1967. Молекулярная биология развития.
Габараева Н. И. 1975. Реакция проростков высших растений на воздействие бис(n-диметиламинофенил)метиленимина (аурамина-ОО) и N-метилмочевины. В кн.: Проблемы онкологии и тератологии растений. Л.
Габараева Н. И., Г. С. Ландсберг. 1978. Морфолого-анатомические изменения проростков *Cucurbita pepo* L. и *Helianthus annuus* L. при воздействии биологически активных веществ. Бот. ж., 63, 1.
Гамбург К. З. 1973. Фитогормоны и клетки. — 1976. Биохимия ауксина и его действие на клетки растений.
Генкель П. А., Н. А. Сатарова, Г. И. Блехман, Е. К. Творус. 1974. Влияние водного дефицита на функциональную активность цитоплазматических рибосом листьев пшеницы и изоферментный спектр цитоплазматической рибонуклеазы. Физиол. раст., 21, 1.
Гойман Э. 1954. Инфекционные болезни растений.
Гуревич Л. С., А. М. Беккер. 1977. Динамика индолилуксусной кислоты в проростках тыквы при воздействии диэтилнитрозоамина. Физиол. раст., 23, 4. — 1978. Роль индолилуксусной кислоты в индукции патологических новообразований на проростках тыквы под воздействием N-нитрозосоединений. Физиол. раст., 25, 3.
Гуревич Л. С., А. М. Беккер, Ю. К. Новожилов. 1978. Нарушения гормональной регуляции и ультраструктуры клеток проростков тыквы при воздействии нитрозодиэтиламина (НДЭА) и нитрозометилмочевины (НММ). В кн.: Канцерогенные N-нитрозосоединения — действие, образование, определение. Таллин.
Дворецкая Е. И. 1966. К вопросу о причинах образования опухолей у кукурузы при заболевании пузырчатой головней. Физиол. раст., 13, 6.
Дунин М. С. 1948. Иммунитет растений к болезням. Наука и жизнь, 3.—1956. Некоторые особенности патогенеза пузырчатой головни кукурузы. Изв. ТСХА, 1, 11.
Иванов В. Б. 1966. Влияние хлорамфеникола на образование утолщений на корнях, вызванных α-нафтилуксусной кислотой (НУК), 6-бензиламинопурином и колхицином. ДАН СССР, 167, 5.
Кефели В. И. 1974. Природные ингибиторы роста и фитогормоны.
Красавцев О. Л. 1977. Физиологический механизм морозоустойчивости растений. В кн.: Физиолого-биохимические и экологические аспекты устойчивости растений к неблагоприятным факторам внешней среды. Иркутск.
Кузнецов Л. В., Н. И. Максимова, А. И. Когновицкая. 1970. О роли β-ИУК в паразитизме гриба *Ustilago zeae* (Beckm.) Unger. В кн.: Физиология и биохимия здорового и больного растения. М.
Кулаева О. Н. 1973. Цитокинины, их структура и функция.
Муромцев Г. С., В. Н. Агнистикова. 1973. Гормоны растений гиббереллины.
Насонов Д. М., В. Я. Александров. 1940. Реакция живого вещества на внешние воздействия.
Нилова В. П., Э. Н. Ксендзова. 1972. Инактивация пероксидазой токсических выделений грибов-возбудителей аскохитоза гороха. Бюлл. ВНИИ защиты растений, 23.
Николаева М. Г. 1977. Некоторые итоги изучения покоя семян. Бот. ж., 62, 9.
Николаева М. Г., М. М. Лодкина, А. И. Ляшук. 1974. К вопросу о природе физиологической карликовости зародышей покоящихся семян. Бот. ж., 59, 1.
Оканенко А. С., С. И. Пашкарь. 1970. К физиологии образования раковых наростов и биохимии ракоустойчивости картофеля. В кн.: Физиология и биохимия здорового и больного растения. М.
Омельченко С. И., В. А. Андреева. 1976. Фермент пероксидаза в пораженных растениях. В кн.: Метаболизм больного растения. Тр. Биолого-почв. инст. Владивосток, 40, 143.
Полевой В. В., Т. С. Саламатова. 1977. Растяжение клеток и функция ауксинов. В кн.: Рост растений и природные регуляторы. М.
Рубин Б. А., Е. В. Арциховская. 1968. Биохимия и биофизика иммунитета растений.
Рубин Б. А., М. Е. Ладыгина, А. М. Едрева. 1973. Особенности изоферментного состава пероксидазы при физиологическом расстройстве и инфекционном заболевании табака. Физиол. раст., 20, 6.
Рубин Б. А., В. В. Шевырева, М. Н. Мерзляк, Л. А. Воронков. 1977. Высшие жирные кислоты хлоропластов хлопчатника при заболевании вертициллезным вилтом. Физиол. раст., 25, 5.
Рункова Л. В., М. Н. Талиева. 1978. О роли и взаимосвязи индольных и фенольных соединений в физиологии здорового и больного растения. В кн.: Фитогормоны и рост растений. М.
Селье Г. 1972. На уровне целого организма.

Смирнов Ю. С., Т. А. Крупникова, М. Я. Школьник. 1977. Содержание ИУК в растениях, отличающихся по чувствительности к борному дефициту. Физиол. раст., 24, 2.
Тарр С. 1975. Основы патологии растений.
Удовенко Т. В., С. В. Чернышева. 1977. Флуоресцентно-спектроскопическое исследование молекулярных механизмов энергетических повреждений хлоропластов пшеницы при различных стрессах. В кн.: Молекул. и прикладн. биофиз. с.-х. раст. и применение новейших физико-техн. методов в с. х. Кишинев.
Фельдман Н. Л. 1960. Влияние раневого раздражения на чувствительность растительных клеток. В кн.: Вопросы цитологии и протистологии. М.—Л.
Федорова А. И. 1977. Влияние пониженных температур воздуха на содержание абсцизовой кислоты у лиственницы. В кн.: Физиолого-биохимические и экологические аспекты устойчивости растений к неблагоприятным факторам внешней среды. Иркутск.
Хандобина Л. М. 1970. Некоторые особенности метаболизма моркови, зараженной *Phoma rostrupii*. В кн.: Физиология и биохимия здорового и больного растения. М.
Хрянин В. Н., М. Х. Чайлахян. 1978. Взаимодействие гиббереллина и актиномицина при определении пола у конопли. Докл. ВАСХНИЛ, 7.
Чайлахян М. Х. 1978. Генетическая и гормональная регуляция роста, цветения и проявления пола у растений. Физиол. раст., 25, 5.
Чиркова Т. В., Е. Л. Соколовская, И. В. Хазова. 1973. Активность и изоферментный состав пероксидазы корней растений в зависимости от условий временного анаэробиоза. Физиол. раст., 20, 6.
Чкаников Д. И., А. М. Макеев, О. Д. Микитюк, Г. Г. Петелина. 1978. Накопление абсцизовой кислоты в растениях под влиянием ауксина и гормональных гербицидов. ДАН СССР, 238, 5.
Abeles A. L., F. B. Abeles. 1972. Biochemical pathway of stress-induced ethylene. Plant Physiol., 50, 4.
Abeles F. B., L. E. Craker, G. R. Leather. 1970. Abscission: the phytogerontological effects of ethylene. Plant Physiol., 46, Suppl.: 32.
Abeles F. B., G. R. Leather, L. G. Forrence, L. E. Craker. 1971. Abscission: regulation of senescence, protein synthesis and enzyme secretion by ethylene. Hort. Sci., 6, 4.
Addicott F. T., S. M. Wiatr. 1977. Hormonal controls of abscission: biochemical and ultrastructural aspects. In: Plant Growth Regulation. Ed. P. E. Pilet. Springer.
Baur A. H., S. F. Jang, H. K. Pratt, J. B. Biale. 1970. Ethylene biosynthesis in fruit tissues. Plant Physiol., 46, Suppl.: 32.
Bloch R. 1952. Wound healing in higher plants. Bot. Rev., 18, 2.
Boussiba S., A. E. Richmond. 1976. Abscisic acid and the after-effect of stress in tobacco plants. Planta, 129, 3.
Brady C. Y., N. Steele Scott, Rana Munns. 1974. The interactions of water stress with the senescence pattern of leaves. In: Mechanisms of Regulation of Plant Growth. Eds. R. L. Bieleski, A. R. Ferguson, M. M. Cresswell. Roy. Soc. New Zeland, Wellington. Bull., 12 : 403.
Braun A. C. 1962. Tumor inseption and development in the crown gall disease. Ann. Rev. Plant Physiol., 13 : 533.
Brezeanu A. G., D. G. Davis, R. H. Shimabukuro. 1976. Ultrastructural effects and translocation of methyl-2-(4-(2,4-diclorophenoxy)-phenoxy)-propanoate in wheat (*Triticum aestivum*) and wild oat (*Avena fatua*). Can. J. Bot., 54, 17.
Burg S. P. 1973. Ethylene in plant growth. Proc. Nat. Acad. Sci., (USA), 70, 2.
Burrows W. J., D. J. Carr. 1969. Effect of flooding of root system of sunflower plants on the cytokinin content in xylem sap. Physiol. Plant., 22, 5.
Butcher D. N., El-Tigani Sayadat, D. S. Ingram. 1974. The role of indole glucosinates in the club root disease of the *Cruciferae*. Physiol. Plant. Pathol., 4, 1.
Chalutz E., M. A. Stachman. 1969. Induction of pisatin by ethylene. Phytopathol., 59, 12.
Cooper W. C., G. K. Rasmussen, E. S. Waldon. 1969. Ethylene evolution stimulation by chilling in citrus and *Persea* sp. Plant Physiol., 44, 8.
Degani N., C. Itai. 1976. The effect of radiation on growth and abscisic acid in wheat seedlings. Isr. Atom. Energy Comis. (Ann Rept.), 1338.
Dubuq M. 1976. Action comparee de l'auxin de la kinetine et de l'ethrel sur la croissence et les isoperoxydases de *Lens culinaris* Med. Bull. Soc. Roy. Bot. Belg., 109, 1.
El-Beltagy A. E., M. A. Hall. 1974. Effect of water stress upon endogenous ethylene levels in *Vicia faba* L. New Phytol., 73, 1.
Elstner E. F. 1978. Bildung und Funktion pflanzlicher wundgase. Biol. uns. Zeit., 8, 3.
Goeschl J. D., L. Rappaport, H. K. Pratt. 1966. Ethylene as a factor regulating the growth of pea epicotyls subjected to physical stress. Plant Physiol., 41, 5.

Gwyneth Dyson J., M. Chessin. 1961. Effect of auxins on virus-induced leaf abscission. Phytopathol., 51, 3.

Hanson A. D., H. Kende. 1976. Biosynthesis of wound ethylene in morning-glory flower tissue. Plant Physiol., 57, 4.

Hsiao T. C. 1973. Plant responses to water stress. Ann. Rev. Plant. Physiol., 24 : 519.

Hussain A., J. M. S. Forrest, A. F. G. Dixon. 1973. Changes in growth regulator content of Radish seedlings, *Raphanus sativus*, infested with the aphid Myzus persicae. Ann. Appl. Biol., 75, 2.

Itai C., A. Benzioni. 1974. Regulation of plant response to high temperature. In: Mechanisms of Regulation of Plant Growth. Eds. R. L. Bieleski, A. R. Ferguson, M. M. Cresswell. Roy. Soc. New Zeland, Wellington. Bull., 12 : 477.

Jahn O. L., W. G. Chace, R. H. Cubbedge. 1973. Degreening response of «Hamlin» organges in relation to temperature, ethylene concentration and fruit maturity. J. Am. Soc. Hort. Sci., 98, 2.

Kang B. G., W. Newcomb, S. P. Burg. 1971. Mechanism of auxin-induced ethylene production. Plant Physiol., 47, 4.

Kende H., A. D. Hanson. 1977. On the role of ethylene in aging. In: Plant Growth Regulation. Ed. P. E. Pilet. Springer.

Kuč J. 1968. Metabolites and plant resistance. World Rev. Pest. Control., 7, 1.

Lieberman M., E. Knegt. 1977. Influence of ethylene on indole-3-acetic acid concentration in etiolated pea epicotyl tissue. Plant Physiol., 60, 4.

Loon van L. C. 1977. Induction by 2-chloroethyl-phosphonic acid of viral-like lesions, associated proteins, and systemic resistance of tobacco. Virology, 80 : 417.

Lyons J. M. 1973. Chilling injury in plants. Ann. Rev. Plant Physiol., 24 : 445.

Machlachlan G. A. 1977. Cellulose metabolism and cell growth. In: Plant Growth Regulation. Ed. P. E. Pilet. Springer.

Mayak S., D. R. Dilley. 1976. Regulation of senescense in Carnation (*Dianthus caryophyllus*). Effect of ABA and CO_2 on ethylene production. Plant Physiol., 58, 5.

Mitsugu I., M. Eizo. 1976. Effects of auxin concentration on the callus induction from various organs of rice seedlings. Proc. Crop. Sci. Soc. Japan, 45, 4.

Mizrahi Y., A. Blumenfeld, S. Buttner, A. E. Richmond. 1971. Abscisic acid and cytokinin contents of leaves in relation to salinity and relative humidity. Plant Physiol., 48, 6.

Osborne D. J. 1974. Auxin, ethylene and the growth of cells. In: Mehanisms of Regulation of Plant Growth. Eds. R. L. Bieleski, A. R. Ferguson, M. M. Cresswell. Roy. Soc. New Zeland, Wellington. Bull. 12 : 645. — 1977. Auxin and ethylene and the control of cell growth. Identification of three classes of target cells. In: Plant Growth Regulation. Ed. P. E. Pilet. Springer.

Pegg G. F. 1976. The involvement of ethylene in plant pathogenesis. In: Physiological Plant Pathology. Eds. R. Heitefuss, P. H. Williams. Berlin.

Plant growth regulation (1977). Ed. P. E. Pilet.

Pratt H. K., J. D. Goeschl. 1969. Physiological roles of ethylene in plants. Ann. Rev. Plant. Physiol., 20 : 541.

Rasmussen O. S. 1976. Water stress in plants. I. ABA level in tomato leaves after a long period of wilting. Physiol. Plant., 36, 2.

Reid D. M., A. Crozier, B. M. R. Harvey. 1969. Effect of flooding on the export of gibberellins from the root to the shoot. Planta, 89, 4.

Sargent J. A., A. V. Attack, D. J. Osborne. 1973. Orientation of cell growth in the etiolated pea stem. Effect of ethylene and auxin on wall deposition. Planta, 109, 2.

Saunders B. C., B. P. Holmes-Siedle, B. P. Stark. 1964. Peroxidase. London.

Scott M. A., B. E. Struckmeyer. 1955. Morphology and root anatomy of squash and cucumber seedlings treated with isopropyl -N(3-chlorophenyl) carbamate (CIPC). Both. Gazz., 117, 1.

Sequeira L. 1973. Hormone metabolism in diseased plants. Ann. Rev. Plant Physiol., 24 : 353.

Shah J., R. C. Maxie. 1965. Ethylene formation in pea epicotyl tissues following irradiation with γ-rays from ^{63}Co. Physiol. Plant., 18, 4.

Stachmann M. A., B. G. Clare, W. Woodbury. 1966. Increased disease resistance and enzyme activity induced by ethylene and ethylene production by black root infected sweet potato tissue. Plant Physiol., 41, 9.

Thompson W. W., T. E. Weier. 1962. The fine structure of chloroplasts from mineral-deficient leaves of *Phaseolus vulgaris*. Am. J. Bot., 49, 10.

Tomiyama K. 1963. Physiology and biochemistry of disease resistance of plants. Ann. Rev. Phytopathol., 1 : 295.

Ussuf K. K., P. M. Nair. 1971. Effect of gamma-irradiation on indoleacetic acid synthesing system in potatoes. Phytochem., 10, 5.

Van Andel O. 1966. Aminoacids and plant diseases. Ann. Rev. Phytopathol., 4 : 349.

Vizárová G. 1973. Thin-layer chromatography of auxin in barley cultivar «Professor Schiemann» infected by powdery mildew. Biol. Plant. Acad. Sci. Bohemosl., 15, 4.

W a i n R. L. **1977**. Root growth inhibitors. In: Plant Growth Regulation. Ed. P. E. Pilet. Springer.
W a r n e r H. L., A. C. L e o p o l d. **1969**. Ethylene evolution from 2-chloroethylphosphonic acid. Plant Physiol., 44, 1.
W i l l i a m s o n E. C. **1950**. Ethylene, a metabolic product of diseased or injured plants. Phytopathol., 40, 2.
W i l s o n A. J., A. W. R o b a r d s, M. J. G o s s. **1977**. Effects of mechanical impedance on root growth in barley *Hordeum vulgare* L. II. Effects on cell development in seminal roots. J. Exp. Bot., 28, 106.
W r i g h t S. T. C. **1969**. An increasing in the inhibitor «B» content of detached wheat leaves following a period of wilting. Planta, 86, 10.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 6 V 1979.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК (018) : 581.9

В. С. Ипатов, Л. А. Кирикова, В. П. Бибиков

СКВОЗИСТОСТЬ ДРЕВОСТОЕВ (ИЗМЕРЕНИЕ И ВОЗМОЖНОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ В КАЧЕСТВЕ ПОКАЗАТЕЛЯ МИКРОКЛИМАТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ ПОД ПОЛОГОМ ЛЕСА)

V. S. IPATOV, L. A. KIRIKOVA, V. P. BIBIKOV. THE VALUE OF TRANSPARENCE OF A WOODSTAND, ITS MEASUREMENT AND THE POSSIBILITY OF ITS USAGE AS AN INDEX OF MICROCLIMATIC CONDITIONS UNDER A FOREST CANOPY

Предлагается способ определения сквозистости древостоев с помощью сконструированного авторами прибора. Отмечена перспективность использования сквозистости как интегрального показателя микроклиматических условий под пологом леса.

При исследовании мозаики и динамики напочвенного покрова в лесу возникает широкий круг вопросов, для решения которых необходимо знание микроклиматических особенностей исследуемых участков. Как известно, такие показатели, как интенсивность светового потока, температура и влажность воздуха, крайне подвижны, меняются в течение суток и подвергаются сильным колебаниям в зависимости от характера погоды. Поэтому их учет для получения надежных и сравнимых результатов следует производить в большом количестве точек и одновременно. Если исследованием охвачено несколько десятков, не говоря уже о сотнях, участков, инструментальный учет светового и температурного режимов становится крайне сложным.

Косвенным показателем экологической обстановки под пологом леса может быть сквозистость древостоя.[1] Под сквозистостью мы понимаем суммарную проекцию любых просветов в древостое на мысленную полусферу, ограниченную горизонтом, над любой точкой под пологом леса. Она выражается в процентах от площади полусферы. Существующие фотографические методы определения сквозистости, или ажурности, крон из-за большой трудоемкости не нашли широкого применения в геоботанических исследованиях. Упоминаемые в литературе «ажуромеры» и сквозистомеры (Matusz, 1960; Алексеев, 1975) также не распространены.

Для быстрого и, как будет показано далее, достаточно надежного измерения сквозистости авторами предлагается сконструированный в лаборатории геоботаники Биологического института Ленинградского государственного университета прибор (сквозистомер), изображенный на рис. 1. Основным элементом сквозистомера является зеркало с визирной рамкой, прикрепленной под углом 45° к зеркалу. Размер зеркала 10×15 см, оно расчерчено линиями, образующими прямоугольники, площадь которых составляет 5, 10, 15, 20, 25% от площади зеркала. Эти прямоугольники служат шкалой при определении сквозистости. Визирная рамка представляет собой трапецию со сторонами 14.2 и 11.5 и высотой 6.7 см. Расстояние между центром зеркала и плоскостью визирной рамки составляет 4.5 см.

[1] Естественно, этот показатель не может быть абсолютно полноценным эквивалентом инструментально измеренных освещенности и температуры; при многих специальных исследованиях подобная замена вряд ли допустима.

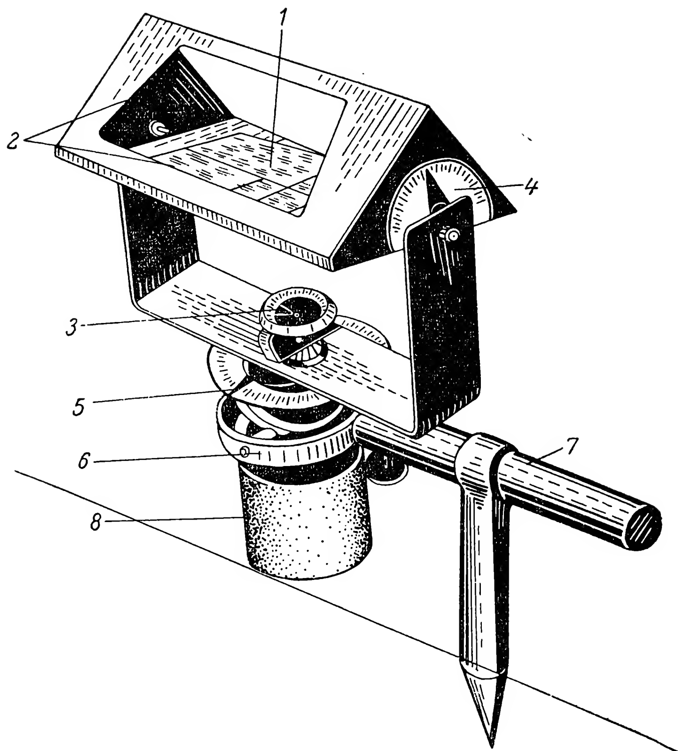


Рис. 1. Сквозистомер.

1 — зеркало с масштабной сеткой, *2* — визирная рамка, *3* — компас, *4* — указатель угла наклона (высоты), *5* — лимб (указатель азимута), *6* — карданная подвеска, *7* — ручка со съемным опорным колом, *8* — груз.

Если смотреть одним глазом через визирную рамку на зеркало, то последнее вписывается в рамку при расстоянии глаза от центра зеркала, равном 28—30 см. При этом угол обзора по большой оси зеркала (по азимуту) равен примерно 28—30, а по малой оси (высоте) — 14—16°. Использование комбинации рамки с зеркалом обеспечивает постоянство углов обзора, а вместе с карданной подвеской — и достаточно точное наведение прибора по азимуту и высоте. Размер зеркала и заданные углы могут быть и иными. Удобным в работе, по-видимому, будет портативный сквозистомер с размером зеркала 6.5×9 см и расстоянием при визировании глаза от центра зеркала в 15 см, что обеспечит углы обзора по большой и малой осям соответственно 30 и 20°.

Теперь о выборе направлений, в которых производится измерение сквозистости. Зоной до 15° высоты от горизонта можно пренебречь, так как по нашим и литературным данным (Алексеев, 1975) сквозистость в лесу здесь мало колеблется и в среднем достигает лишь 2—4%. Для того чтобы получить полную характеристику сквозистости по всей части полусферы, находящейся выше 15°, следует замерить ее по 26—30 направлениям. Но, как показал наш опыт, можно существенно сократить число направлений, что приведет, естественно, к экономии времени, сохраняя достаточную точность получения средней сквозистости.

Нами были приняты следующие 16 направлений: высота 25° — азимут 0, 36, 72, 108, 144, 180, 216, 252, 288, 324; высота 55° — азимут 0, 72, 144, 216, 288; высота 90° — азимут 0. Эти 16 направлений охватывают примерно 60% полусферы (при исключении из нее зоны до 15°). Чтобы оценить надежность получаемых результатов, было проведено сравнение средних из 16 измерений со средними из 32, которые охватывают практически всю принятую часть полусферы и рассматриваются как средние генеральной совокупности. Ошибка средних из 16 измерений вычислялась

с поправкой на генеральную совокупность. Результаты сравнения приведены в табл. 1. Оказалось, что разница между сравниваемыми величинами незначительна и статистически недостоверна, что свидетельствует об очень хорошей представительности принятой выборки в условиях исследуемых древостоев.

ТАБЛИЦА 1

Оценка надежности определения сквозистости (сравнение средних из 16 и 32 измерений)

$\bar{x}\pm S_{\bar{x}}$ (n=16)	$\bar{x}_0$ (n=32)	t	$\bar{x}\pm S_{\bar{x}}$ (n=16)	$\bar{x}_0$ (n=32)	t
61.6±2.4	59.7	1.1	45.3±2.8	44.5	0.5
56.6±3.4	56.6	0	46.9±3.3	46.4	0.3
52.8±3.6	53.6	0.4	51.9±4.2	52.2	0.1
46.2±2.5	47.2	0.6	60.3±3.9	61.1	0.4
45.0±2.3	45.3	0.2	56.2±3.2	53.4	1.6

Возможны и иные схемы измерения сквозистости; выбор направлений и число их будут определяться как задачами исследования, так и особенностями древостоев. Так, в еловом лесу с равномерным древостоем глухая зона, лишенная значительных просветов, заметно шире по высоте, чем такая же зона в сосняках, что позволяет сократить число направлений при измерении сквозистости. Иногда для данной точки требуется определить сквозистость только в каких-то конкретных направлениях, например в 7 или 13 по ходу солнца.

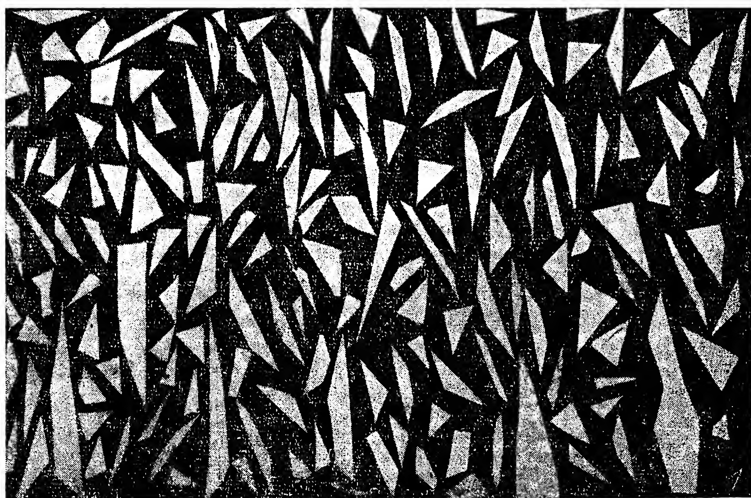
При исследовании зависимости характера напочвенного покрова от сквозистости в сосновом лесу мы располагаем зеркало сквозистомера на высоте примерно 30 см над почвой (20—25 см над моховым ковром), что позволяет получить среднюю сквозистость для площадки радиусом 50—60 см. При необходимости определить сквозистость для большей площади число точек, в которых следует измерить сквозистость, вычисляется исходя из варьирования сквозистости на данном участке. Так, по нашим данным, на участке елового леса площадью в 1 га, где коэффициент варьирования сквозистости менее 10%, достаточно всего четырех точек для определения сквозистости с относительной ошибкой 5%. В исследуемых нами сосняках сквозистость варьирует больше (v=18—20%), число точек для характеристики средней сквозистости на той же площади возрастает до 15.

Определению сквозистости в природе предшествовала работа с эталонами, что необходимо для выявления возможной субъективной ошибки и для тренировки. Эталоны представляют собой карточки размером 22×15 см, на сером фоне которых наклеены кусочки белой бумаги таким образом, что они составляют 5, 10% и так далее вплоть до 95% от площади поля (рис. 2). При определении сквозистости эталон устанавливается в плоскости, параллельной зеркалу. В работе использованы оценки четырех сотрудников.

ТАБЛИЦА 2

Сравнение средних оценок четырех исследователей ($\bar{x}$, n=16) со средним эталоном

Исследователи	Серии										Эталон ($\bar{x}$, n = 16)
	$\bar{x}_1$	отклонение от эталона	$\bar{x}_2$	отклонение от эталона	$\bar{x}_3$	отклонение от эталона	$\bar{x}_4$	отклонение от эталона	$\bar{x}_5$	отклонение от эталона	
Первый	52.8	+3.1	52.5	+2.8	51.9	+2.2	50.3	+0.6	48.7	—1.0	49.7
Второй	55.3	+5.6	/56.6	+6.9	49.4	—0.3	53.4	+3.7	52.8	+3.1	
Третий	50.3	+0.6	50.3	+0.6	51.6	+1.9	51.2	+1.5	49.7	0	
Четвертый	52.8	+3.1	51.9	+2.2	51.2	+1.5	50.6	+0.9	49.1	—0.6	



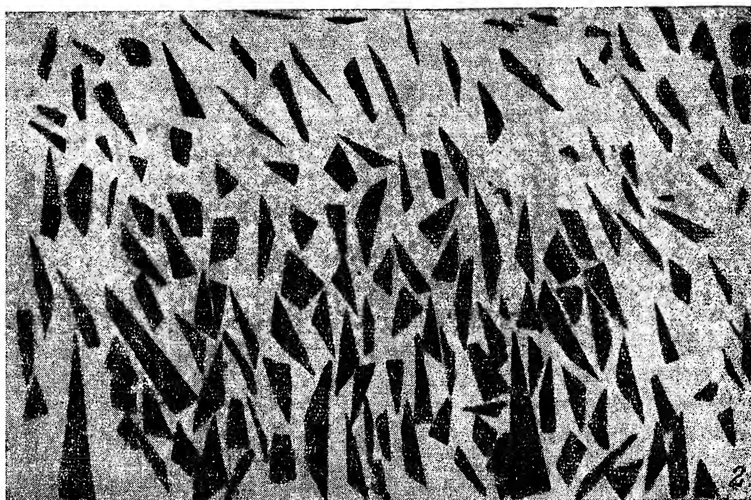


Рис. 2. Эталоны.

1 — сквозистость 35%, *2* — сквозистость 75%.

Поскольку, как уже указывалось, для определения сквозистости данного участка были приняты 16 направлений, при сопоставлении с эталонами взяты средние оценки авторов из 16 определений (исключены 3 эталона — 25, 50, 80%). Проведено 5 серий замеров, результаты сравнения сведены в табл. 2. Отклонения от эталона не превышают, как правило, 5%; такую ошибку измерения можно признать небольшой.

В табл. 3 показан итог сравнения отдельных (не средних) оценок четырех авторов с эталонами; использовано 100 сопоставлений. Видно, что у большинства авторов свыше 70% определений представляет собой абсолютные совпадения с эталоном плюс случаи расхождения в 5%. Вместе с тем следует иметь в виду, что отдельные измерения сквозистости производятся со значительной ошибкой, снизить которую можно дополнительной тренировкой. Интересно графическое сопоставление оценок сквозистости (рис. 3), которое отражает общую тенденцию всех авторов в характере отклонений их оценок от эталона. Это вызвано, видимо, тем, что при сквозистости до 60—65% исследователь оценивает мозаику открытого неба, а при бо́льших значениях, наоборот, проекцию мозаики крон и переводит ее в сквозистость. Наибольшую трудность представляет оценка сквозистости при ее значениях, несколько бо́льших 50%.

ТАБЛИЦА 3

Сравнение оценок исследователей с эталонами (процент совпадений от числа сопоставлений, $n=100$)

Исследователи	Абсолютное совпадение, %	+ отклонение ±5%	+ отклонение ±10%	+ отклонение ±15%	+ отклонение ±20%
Первый	30.5	69.5	88.4	98.9	100
Второй	27.4	52.6	82.1	91.6	96.8
Третий	67.4	93.7	97.9	100	100
Четвертый	49.5	87.4	98.9	100	100

После тренировки на эталонах были проведены измерения сквозистости в лесу с целью определить в реальной обстановке сходимость результатов разных авторов. Четыре сотрудника определяли поочередно сквозистость, прибор устанавливали при одних и тех же высоте и азимуте, запись вели каждый раздельно. Места для измерения выбирали таким образом, чтобы был охвачен весь возможный в исследуемом лесу диапазон сквозистости. Это дало возможность дополнительно выявить, влияет ли на сходимость результатов уровень сквозистости. При сравнении отдельных оценок между авторами наблюдаются расхождения, подобные тем, которые имели место при работе с эталонами. Поскольку же оценкой сквозистости в данной точке служит средняя из 16 направлений, для сравнения были взяты средние арифметические 16 определений. Условными эталонами здесь служили средние из оценок всех авторов (табл. 4).

ТАБЛИЦА 4

Сравнение сходимости оценок сквозистости

Оценки исследователей $\bar{x}_1$	$\bar{x}_2$	$\bar{x}_3$	$\bar{x}_4$	Эталон
15.4	15.3	16.4	13.7	15.2
18.8	17.2	17.6	16.9	17.6
45.3	48.4	46.2	48.4	47.0
46.6	49.1	48.7	50.0	48.6
72.4	79.7	72.7	75.3	75.0
74.7	77.2	74.7	76.2	75.7

Оказалось, что сходимость оценок очень высока, различия оценок исследователей между собой и с эталоном практически не превышают 3% и одинаковы при большой и малой сквозистости. Полученные результаты свидетельствуют о надежности определения сквозистости разными исследователями в виде средней из 16 измерений.

Известно, что количество солнечной радиации, поступающей на поверхность земли из разных зон небесной полусферы, неодинаково, поэтому если рассматривать сквозистость как фактор, определяющий в конечном счете интенсивность и количество приходящей под полог древостоя радиации, то необходимо вводить поправочные коэффициенты для каждого из направлений, в которых измерена сквозистость. Поток радиации из одних и тех же зон меняется в зависимости от времени суток и неодинаков в течение сезона. Естественно, он зависит от широты, на которой расположен район исследования. Видимо, поправочные коэффициенты следует рассчитывать как локальные, характерные только для конкретного района (широты). Возможны разные способы расчета поправочных коэффициентов. Например, можно исходить из суммарных (или средних) за вегетационный сезон потоков радиации (освещенности), приходящих из разных зон небесной полусферы, соответствующих направлениям, по которым измеряется сквозистость. Проще положить в основу для каждой из зон средние значения освещенности за один или несколько дней в сроки, близкие к середине вегетационного периода, что будет соответствовать средней светимости зон при высоте стояния солнца, близкой к средней за сезон. Естественно, точные сроки измерения выдержать сложно, так как необходимо «поймать» в этот период солнечные и пасмурные дни. Надежными, т. е. пригодными, для работы можно признать коэффи-

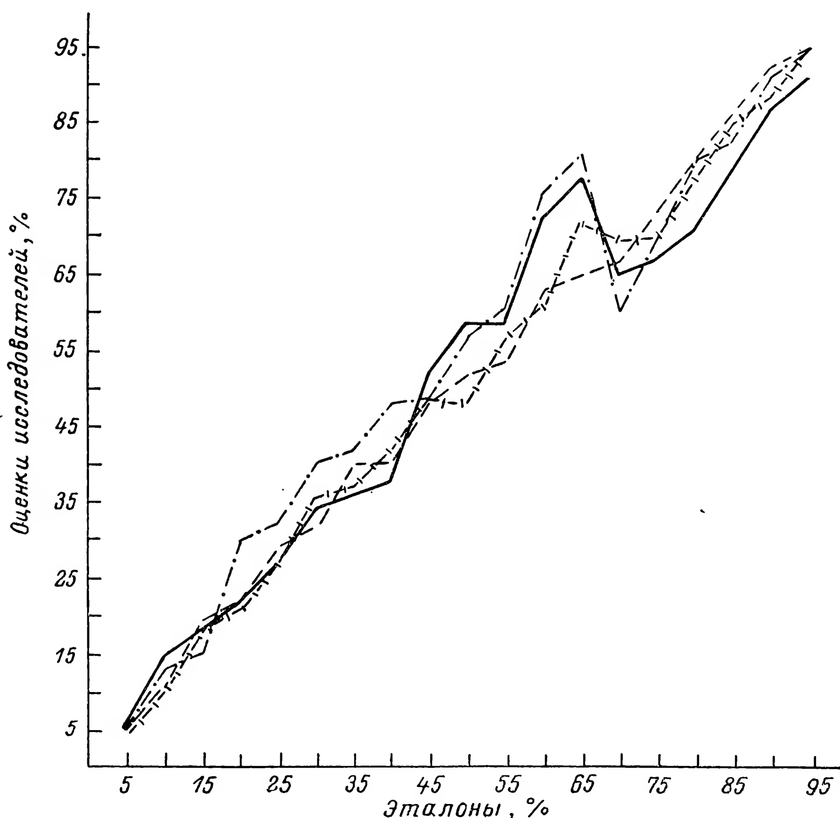


Рис. 3. Сравнение оценок сквозистости, полученных разными исследователями, с эталонами.

циенты в том случае, если «исправленная» ими сквозистость окажется тесно связанной с инструментально измеренной освещенностью. В виде опыта нами использован второй путь. Работа выполнена для района пос. Видлица Карельской АССР на северо-восточном побережье Ладожского озера, где в сосняках исследовалась приуроченность видов мохово-лишайникового и кустарничкового покровов и их комбинаций к условиям микроклимата.

Для выведения поправочных коэффициентов были произведены измерения освещенности люксметром типа Ю-16 над пологом древостоя (на вышке). Измерения проводились с 7 до 19 ч при ясной погоде и в пасмурные дни (21 и 23 VII 1977) при сплошной равномерной облачности. Техника измерений была следующей. Датчик люксметра был помещен в черный тубус глубиной 10 см квадратного сечения со стороной 10 см; освещенность измерялась по 16 указанным направлениям и по 13 направлениям по ходу солнца. Плоскость датчика для каждого направления устанавливалась перпендикулярно оси измерения. Затем по каждому из направлений были сосчитаны средние арифметические значения освещенности из всех сроков наблюдений отдельно для ясной и пасмурной погоды. За единицу было принято наименьшее среднее арифметическое значение. Для всех остальных направлений поправочный коэффициент находился делением соответствующей средней на базовую (наименьшую) среднюю.

Чаще в исследованиях, по-видимому, могут представлять интерес интегральные поправочные коэффициенты, отражающие в какой-то степени суммарное количество радиации за определенный период, попадающей под полог древостоя из разных зон небесной сферы. Для этого следует учесть не только светимость разных зон небесной сферы, но и соотношение ясного, полуясного и пасмурного неба для данного района в среднем за несколько лет. Нами в основу расчетов интегральных коэффициентов по-

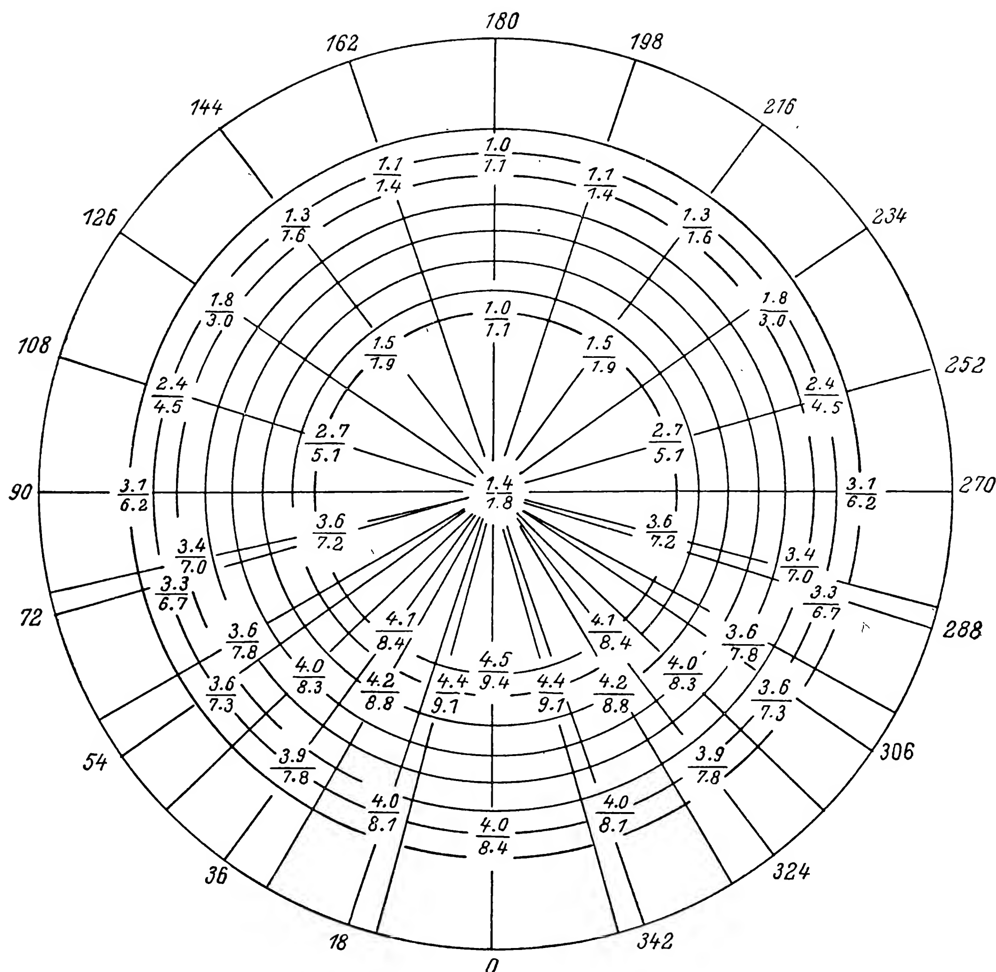


Рис. 4. Поправочные коэффициенты для расчета взвешенной сквозистости.
Верхняя цифра — интегральный коэффициент, *нижняя* — коэффициент для ясной погоды.

ложены упомянутые данные об освещенности, полученные на вышке, и сведения о соотношении повторяемости ясного, полуясного и пасмурного неба за июнь, июль и август для района исследования (Справочник по климату, 1968): ясных дней 30%, полуясных — 15% и пасмурных — 55%. Освещенность, получаемая из разных зон для полуясного неба, вычислялась нами как средняя арифметическая из освещенности ясного и пасмурного дней. Для каждого из 16 направлений, принятых при измерении сквозистости, определялась освещенность на вышке и находилась средняя взвешенная освещенность по формуле

$$L_{взв} = \frac{L_я n_я + L_п n_п + L_{пя} n_{пя}}{n_я + n_п + n_{пя}},$$

где $L_{взв}$ — средняя взвешенная освещенность для данного направления; $L_я$, $L_п$, $L_{пя}$ — средняя освещенность соответственно за ясный, пасмурный и полуясный день для данного направления; $n_я$, $n_п$, $n_{пя}$ — повторяемость (в процентах) ясных, пасмурных и полуясных дней. Наименьшая средняя взвешенная освещенность принимается за единицу, остальные коэффициенты по направлениям находятся делением соответствующих средних взвешенных на наименьшую. Поправочные коэффициенты для ясной погоды и интегральные даны на рис. 4.

Используя найденные поправочные коэффициенты, легко рассчитать среднюю взвешенную сквозистость для данного участка. Если исходная

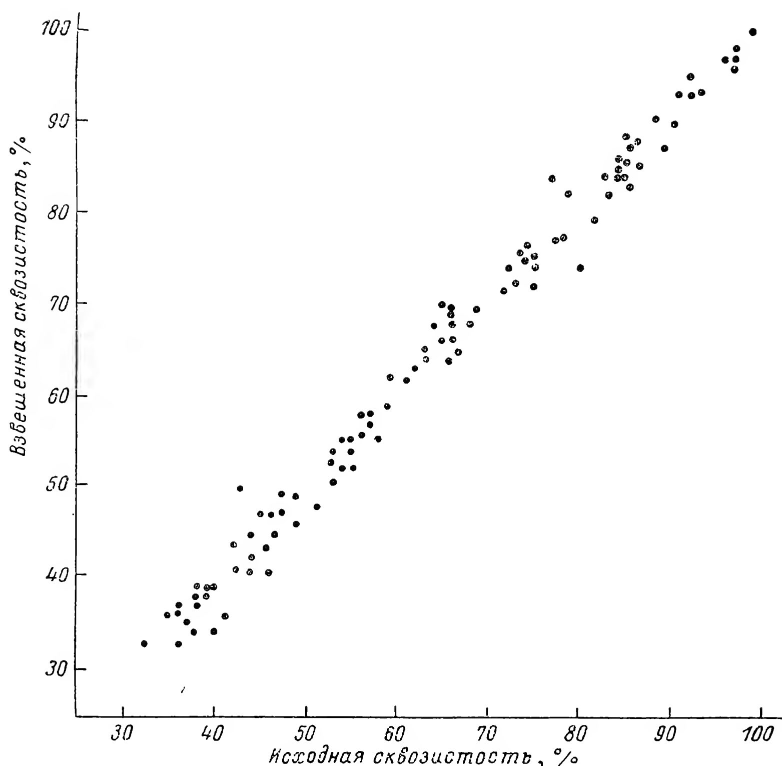


Рис. 5. Соотношение исходной и взвешенной (интегральной) сквозистости.

сквозистость находится как средняя арифметическая из 16 направлений, то взвешенная определяется по формуле

$$\bar{x}_{\text{взв}} = \frac{x_1k_1 + x_2k_2 + \ldots + x_{16}k_{16}}{k_1 + k_2 + \ldots + k_{16}} = \frac{\Sigma x_i k_i}{\Sigma k_i},$$

где $\bar{x}_{\text{взв}}$ — средняя взвешенная сквозистость, x_i — исходная сквозистость по каждому из 16 направлений, k_i — поправочные коэффициенты. В зависимости от того, какие коэффициенты используются для пересчета, могут быть получены средневзвешенная сквозистость для ясной и пасмурной погоды и интегральная. При исследованиях интерес представляют прежде всего взвешенные сквозистости для ясной погоды и интегральная.

Исходная и взвешенная сквозистости могут существенно различаться. Так, на двух участках при одной и той же исходной сквозистости, равной 50%, взвешенная интегральная оказалась в одном случае 66%, в другом — всего лишь 34%. Еще сильнее эти участки различаются взвешенной сквозистостью, если взяты коэффициенты для ясной погоды — соответственно 71 и 24%. Приведенные цифры получены при сравнении контрастных участков (северные и южные опушки леса). В лесу же со сравнительно равномерным древостоем, лишенным больших окон, взвешенная сквозистость может практически не отличаться от исходной (рис. 5). Дисперсионный анализ обнаружил очень тесную связь исходной и интегральной взвешенной ($\eta^2=0.91$) и несколько слабее ($\eta^2=0.86$) в случае взвешенной для ясной погоды. Однако и в лесу в отдельных случаях наблюдаются различия, так для ясной погоды в 12% случаев разница превысила 5% сквозистости, с чем нельзя не считаться.

Для выяснения возможности использования сквозистости в качестве показателя микроклиматических условий под пологом древостоя была проведена следующая работа. В 30-летнем зеленомошно-лишайниковом сосняке было выбрано 15 площадок по 1 м². Для каждой площадки измерена сквозистость по 16 направлениям и рассчитаны средние взвешенные

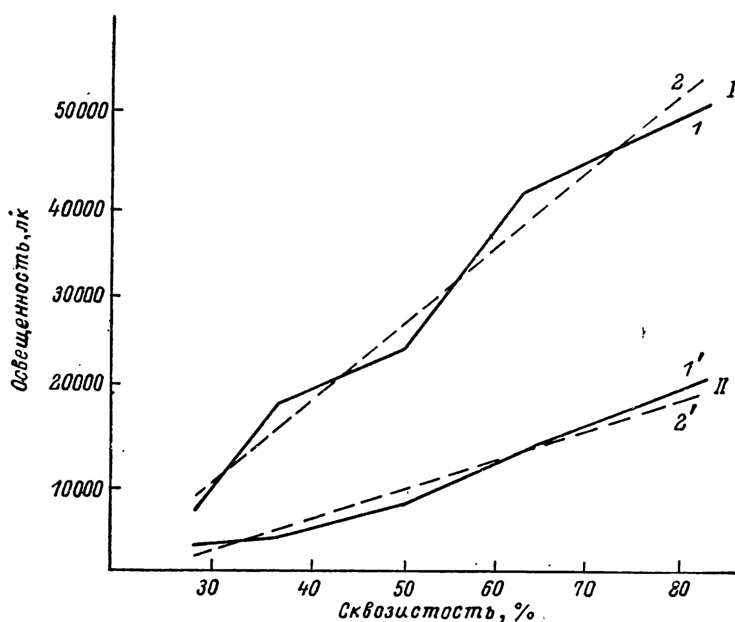


Рис. 6. Связь между сквозистостью древостоя и освещенностью под пологом древостоя.

Здесь и на рис. 7: *I* — ясная погода: *сплошная линия* — эмпирическая линия регрессии, *штриховая* — теоретическая линия регрессии ($y=-16\ 620+850\ x$); *II* — пасмурная погода: *сплошная* — эмпирическая линия регрессии, *штриховая* — теоретическая линия регрессии ($y=-8760+347\ x$).

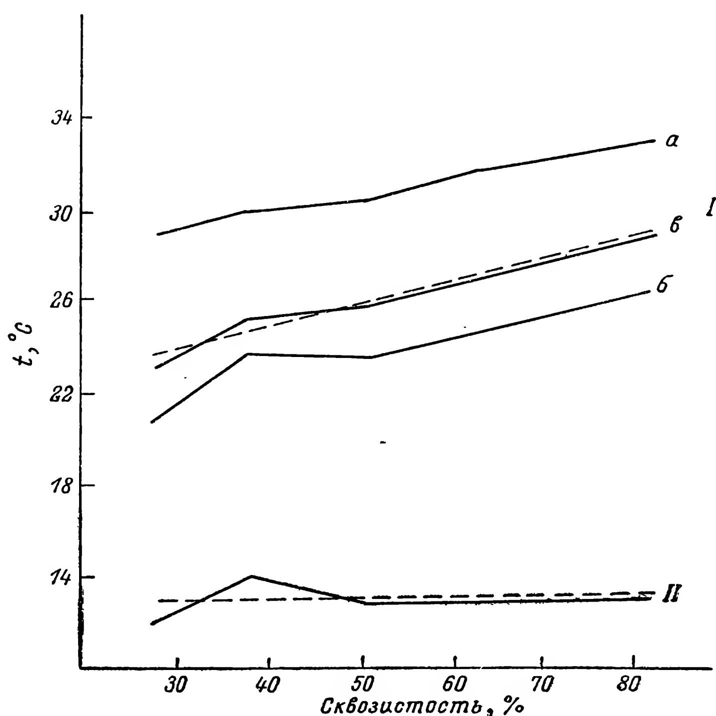


Рис. 7. Связь между сквозистостью и температурой под пологом древостоя.

I — ясная погода: *сплошная линия* — эмпирическая линия регрессии, *штриховая* — теоретическая линия регрессии ($y=21+0.1x$), *II* — пасмурная погода: *сплошная* — эмпирическая линия регрессии ($y=13+0.01x$), *штриховая* — теоретическая линия регрессии.
а — 13 VI 1977, *б* — 15 VI 1977, *в* — средние за весь срок.

сквозистости для ясной и пасмурной погоды, охвачен диапазон сквозистости от 27 до 85%. На каждой из площадок были проведены микроклиматические наблюдения. Измерения освещенности проводились люксметром Ю-16 с 8 до 18 час. два раза в течение часа в 10 точках в ясную погоду (12, 13, 14 VI 1978) и в 5 точках в пасмурную погоду (15, 16, 17 VII). В дальнейшем при сопоставлении со сквозистостью использована средняя освещенность площадки за каждый из дней, полученная из 200 измерений в ясный день и 100 — в пасмурный. Параллельно с замерами освещенности на тех же участках проводились круглосуточные измерения температуры воздуха и влажности; использованы термографы типа М-16Ас и М-16Ан и гигрографы М-21Ас и М-21Ан.

Получены следующие результаты. Оказалось, что сквозистость, определяемая предложенным способом, в высшей степени надежно характеризует освещенность в данном месте. Связь между этими показателями очень тесная, близкая к функциональной ($\eta^2=0.98$ в ясную погоду и 0.89 в пасмурную, рис. 6) и может быть выражена прямолинейной функцией вида $y=a+bx$, параметры уравнения приведены на рис. 6.[2] В литературе также отмечается тесная связь освещенности и сквозистости древостоев, определенной фотографическим методом (Акулова и др., 1964). Для характеристики температурных условий участков были испробованы различные варианты — средняя суточная температура, средняя дневная и другие. Для сопоставления со сквозистостью была рассчитана средняя температура для самого жаркого времени дня — с 12 до 16 час. характер связи показан на рис. 7, где даны кривые для отдельных дней и для средних за весь срок наблюдений в ясную и пасмурную погоду.

Видно, что температура также определяется сквозистостью, правда, размах различий зависит от общего температурного фона (ср. дни 13 и 15 VI). В целом же для ясной погоды связь прямолинейная и достаточно тесная ($\eta^2=0.68$). В пасмурную погоду температура на исследуемых участках практически одинакова. Что касается влажности воздуха на участках с разной сквозистостью, то здесь четкой картины не получилось. Она держится примерно на одном уровне, кроме самых затененных участков, где в ночные часы несколько суше, а в дневные — более влажная по сравнению со всеми остальными. Здесь требуются дополнительные наблюдения и более совершенная техника.

В заключение можно сказать, что предлагаемый способ определения сквозистости оказался довольно простым и надежным, а сам фактор — хорошо отражающим особенности микроклимата под пологом древостоя. Все это позволяет считать сквозистость древостоев весьма перспективным показателем в геоботанических исследованиях.

ЛИТЕРАТУРА

Акулова Е. А., В. С. Хазанов, Ю. Л. Цельникер, Д. М. Шишов. (1964). Пропускание света пологом леса в зависимости от падающей радиации и сомкнутости крон деревьев. Физиология растений, 11, 5. — Алексеев В. А. (1975). Световой режим леса. — Справочник по климату СССР. (1968). — Matusz S. (1960). Metoda określania aźurowości pulapu drzewostanu. Prace Inst. badawezego leśn., n. 202.

Ленинградский государственный университет.

Получено 16 I 1979.

---

[2] Поскольку характер связи между сквозистостью и освещенностью может несколько меняться в зависимости от лесообразующей породы и условий произрастания, следует осторожно пользоваться приведенными уравнениями.

УДК (018) : 727.65

А. А. Эльчибаев

УНИВЕРСАЛЬНАЯ БОТАНИЧЕСКАЯ СУМКА

A. A. ELCHIBAYEV. UNIVERSAL BOTANICAL BAG

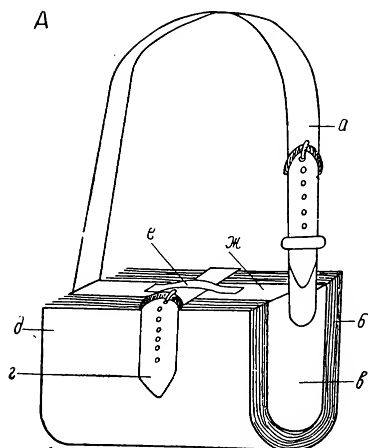
Описаны устройство и принцип пользования универсальной ботанической сумкой оригинальной конструкции. Сумка сочетает положительные качества ботанизирки и ботанической папки. Она приспособлена для сбора и транспортировки как плоского, так и объемного растительного материала и облегчает работу коллекторов в полевых условиях.

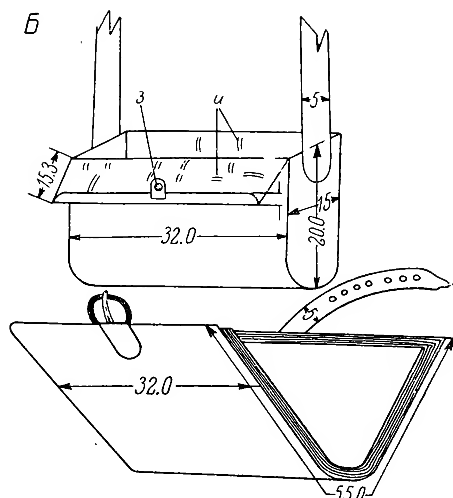
Необходимым условием для получения качественного и разнообразного растительного материала при различного рода исследованиях (ботанических, микологических, фитопатологических и т. п.) является его правильный сбор и транспортировка (Ауэрсвальд, 1864; Ячевский, 1900, 1924; Талиев, 1900; Палибин, 1905; Бондарцев, 1907; Подшивалов, 1910; Сербинов, 1916; Сатина, 1919; Федченко, Флеров, 1920; Казанский, 1920; Потапенко, 1922; Порецкий, 1923; Еленев, 1923; Ростовцев, 1924; Неводовский, 1925; Хохряков, 1936; Алехин, 1938; Шишкин, 1941; Верзилин, 1947; Павлович, 1947; Сюзев, 1949; Бондарцев, Зингер, 1950; Леонтьев, 1952; Бединггауз, 1955; Natho, 1959; Гроздов, 1964; Иванова, 1969; Благовещенский, Орлова, 1972; Чумаков и др., 1974; Белозор, 1976; Скворцов, 1977).

При работе в полевых условиях плоский растительный материал (листья и т. п.) принято собирать и транспортировать при помощи гербарной папки, а объемный (плоды, клубни и т. п.) — ботанизирки. Брать с собой в поле одновременно папку и ботанизирку, а также необходимые для работы принадлежности затруднительно.

Все это осложняет работу исследователей, коллекторов, снижает ее эффективность, а в ряде случаев обусловливает некачественность сборов и утрату ценного материала. При сборе и транспортировке разнообразного растительного материала для исследовательских целей удобно пользоваться в полевых условиях специальной сумкой (сбунэль) с набором принадлежностей для работы. Ее вид и размеры (в сантиметрах) показаны на рисунке. Сумка состоит из двух отделений: емкости *в* с цилиндрическим дном для объемного растительного материала и принадлежностей и плавно изогнутой по середине на 180° папки для плоского материала в гербарных рубашках *б*. Внешняя сторона *д* папки гибкая, цельная, съемная, охватывает емкость снизу и с двух противоположных продольных боков. Внутреннюю сторону папки образуют стенки и дно отделения. Сумка имеет стягивающе-запирающий ремень *г* длиной 30—40 см с пряжкой, откидную крышку *ж* с фиксирующей петлей *е* и запирающей кнопкой *з*, ремень с пряжкой *а* для ношения. Стягивающе-запирающий ремень и его пряжка прикреплены раздельно на середине противоположных кромок съемной стороны *д* папки. Чтобы раскрыть сумку и привести ее в рабочее состояние, отстегивают стягивающе-запирающий ремень, вынимают его из фиксирующей петли и освобождают съемную сторону папки. На съемную сторону укладывают сборы в гербарных рубашках, а в емкостную часть сумки помещают объемный растительный материал. Перед транспортировкой закрывают крышку емкости на кнопку. Поверх сборов в рубашках ставят емкость, пропускают через фиксирующую петлю и пряжку стягивающе-запирающий ремень. После этого ремнем стягивают съемную сторону папки с лежащими на ней сборами в рубашках и застегивают его.

В результате пустые и заполненные рубашки плотно прижимаются к стенкам и дну отделения для объемного материала и надежно удерживаются от выпадения. Этим также предотвращается смещение затягивающего ремня отделения для объемного материала и съемной, внешней, гибкой стороны относительно друг друга в продольном направлении при





Вид сложенной (*А*) и раскрытой (*Б*) сумки.

а — ремень с пряжкой для ношения сумки; *б*—заполненные сборами и пустые гербарные рубашки; *в* — отделение (емкость) для объемного растительного материала и рабочих принадлежностей; *г* — стягивающе-запирающий ремень; *д* — съемная, гибкая, наружная сторона папки; *е* — фиксирующая петля; *ж* — откидная крышка отделения для объемного растительного материала и комплекта рабочих принадлежностей; *з* — кнопка, запирающая крышку емкости *в*; *и* — петли-держатели для закрепления рабочих принадлежностей.

транспортировке. Длина ремня для ношения регулируется при помощи пряжки.

Сумка снабжается комплектом необходимых для работы принадлежностей, в который входят полевой дневник, простой карандаш, лупа, пакеты из бумаги и водопрочной пленки, гербарные рубашки, пробирки с пробками, тонкий шпагат или прочные нитки, нож, складная пилка, копалка, флакон с консервирующей жидкостью, медицинский бинт. Все принадлежности крепятся в петлях-держателях, которые находятся на внутренних поверхностях стенок и крышки отделения.

Сумку легко изготовить из нетолстого картона, тонкой фанеры и другого материала. Ее наружные поверхности покрывают водопрочной краской или пленкой.

Собранный материал длительное время оставлять в сумке не следует. Сумку можно использовать при любых исследовательских работах, связанных со сбором и транспортировкой растительнных образцов. Она проста и надежна в работе, портативна, повышает производительность труда сборщика, обеспечивает качественные сборы, надежную их транспортировку, предотвращает утрату материала.

ЛИТЕРАТУРА

Алехин В. В. (1938). Методика полевого изучения растительности и флоры. — Ауэрсвальд Б. (1864). Руководство к рациональному способу гербаризации. — Бединггауз М. П. (1955). Засушивание растений с сохранением естественной окраски. — Белозор Н. И. (1976). Методические указания по гербаризации культурных растений. — Благовещенский В. В., Е. В. Орлова. (1972). Сбор и гербаризация растений. — Бондарцев А. С. (1907). Знакомство с грибными болезнями растений. — Бондарцев А. С., Р. А. Зингер. (1950). Споровые растения, 2, 6. — Верзилин Н. (1947). Как сделать гербарий. — Гроздов Б. В. (1964). Как составлять гербарий. — Еленев П. Ф. (1923). Краткое руководство для производства микологических сборов с целью изучения местной грибной флоры. — Иванова Е. В. (1969). Руководство по сбору, сушке и хранению растений. — Казанский А. С. (1920). Инструкция для собирания ботанических коллекций. — Леонтьев Ф. С. (1952). Составление гербария и подготовка растений к показу в краеведческом музее. — Неводовский Г. С. (1925). Инструкция для корреспондентов-наблюдателей по грибным болезням. — Павлович С. А. (1947). Составление коллекции по естествознанию. — Палибин И. В. (1905). Краткое наставление для ботанических исследований и собирания растений во время путешествий. — Подшивалов А. (1910). Как состав-

лять коллекции грибов. — Порецкий А. С. (1923). Собирание растений и составление гербария. — Потапенко Г. И. (1922). О гербаризации. — Ростовцев С. И. (1924). Как составлять гербарий. — Сатина С. А. (1919). Как собирать и сохранять коллекциии по ботанике. — Сербинов И. Л. (1916). Наставление к сбору образцов болезней винограда и других сельскохозяйственных растений. — Скворцов А. К. (1977). Гербарий. — Сюзев П. В. (1949). Гербарий. — Талиев В. В. (1900). Руководство к сознательной гербаризации. — Федченко А., А. Ф. Флеров. (1920). Руководство к собиранию растений. — Хохряков М. К. (1936). Методическое руководство по сбору, пересылке, определению и составлению коллекций болезней сельскохозяйственных культур. — Чумаков А. Е., М. И. Миневич, Ю. М. Власов, Е. А. Гаврилова. (1974). Основные методы фитопатологических исследований. — Шишкин Б. К. (1941). Как составлять гербарий. — Ячевский А. А. (1900). Наше хозяйство, 58. — Ячевский А. А. (1924). Защита растений. — Natho G. (1959). Herbartechnik. Wittenberg—Lutherstadt.

Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, Воронежская обл.

Получено 23 II 1979.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.9 (571.651)

А. Н. Полежаев, А. П. Хохряков, А. Н. Беркутенко

К ФЛОРЕ ВЕРХОВИЙ РЕКИ АНАДЫРЬ

A. N. POLEZHAEV, A. P. KHOKHRJAKOV, A. N. BERKUTENKO. ON THE FLORA OF THE UPPER REACHES OF THE ANADYR RIVER

Дан краткий очерк растительности и приведен список высших сосудистых растений в количестве 282 видов, собранных одним из авторов в окрестностях пос. Ламутское и Чуванское и в бассейнах рек Еропол, Яблон и Большой Пеледон (верхнее течение р. Анадырь, Чукотский автономный округ).

Район верхнего течения р. Анадырь до сих пор остается малоизученным во флористическом отношении. Летом 1932 г. в этих местах работала экспедиция Всесоюзного Арктического института. Маршрут геоботаника этой экспедиции Л. Н. Тюлиной прошел от с. Марково вверх по Анадырю до устья Большого Пеледона (Тюлина, 1936). В апреле—мае 1933 г. геобоник комплексной Чукотско-Анадырской экспедиции М. К. Васильева проделала маршрут в верховья р. Анадырь с заходом в бассейны ряда его верхних притоков (Васильев, 1956). Специальные флористические исследования в этом районе не проводились. Настоящая работа в какой-то мере восполняет этот пробел, давая представление о флоре и растительности территории, расположенной между реками Еропол и Бол. Пеледон (правые притоки р. Анадырь).

Основные флористические сборы были произведены А. Н. Полежаевым в августе 1973 и в июле—августе 1976 гг. Он передвигался вместе с оленеводческой бригадой, поэтому сборы из большинства пунктов, отмеченных на картосхеме, были заведомо неполные. Вместе с тем в целом они дают достаточно определенное представление о богатстве и своеобразии флоры изученной территории. Сборы А. Н. Полежаева были обработаны А. П. Хохряковым и А. Н. Беркутенко.

Рельеф междуречья Еропола и Бол. Пеледона гористый. Реки Еропол, Яблон и Бол. Пеледон берут свое начало с восточных отрогов Олойского хребта, который служит водоразделом рек, текущих в бассейны Колымы, Пенжины и Анадыря. В верховьях рек горы достигают 1400—1700 м над ур. м. К востоку высота гор снижается до 700—800 м над ур. м. Долина Анадыря в местах впадения в него Еропола, Яблона и Бол. Пеледона располагается на высотах от 150 до 200 м над ур. м.

Своеобразна растительность исследованного района. По долинам Еропола, Яблона, Бол. Пеледона, в их нижнем и среднем течении, распространены долинные тополево-чозениевые с примесью березы плосколистной и лиственничные леса, прирусловые заросли ивнякав. Высота древостоя долинных лесов достигает 25—30 м, диаметр стволов отдельных деревьев колеблется от 15 до 55 см. Подлесок в долинных лесах чаще образуют кедровый стланик, ольховник, смородина печальная, дикуша, шиповник.

Травяно-кустарничковый ярус в засивимости от степени увлажнения образуют на влажных местообитаниях *Calamagrostis langsdorffii*, *Bromus pumpellianus*, *Urtica angustifolia*, *Chamaenerion angustifolium*, *Galium boreale*, *Equisetum pratense*, *Pyrola grandiflora*, *P. incarnata*, *Ramischia*

obtusata, *Thalictrum sparsiflorum*, *Tanacetum boreale*; на сухих — *Pulsatilla dahurica*, *P. multifida*, *Equisetum scirpoides*, *Trisetum spicatum*, *Stereocaulon paschale*. На открытых галечниках растут *Chamaenerion latifolium*, *Merckia physodes*, *Artemisia borealis*, *Cerastium beeringianum*, *C. fischerianum*.

Долины рек в их верхнем течении узкие. Леса, занимающие в низовьях всю долину реки, здесь встречаются разобщенными участками, при этом высота деревьев уменьшается до 10—12 м. Отдельные тополя поднимаются почти до самых верховий рек и их притоков. Высота и густота кустарникового яруса в прирусловых зарослях с продвижением в верховья рек уменьшаются, кустарники здесь также встречаются отдельными участками.

В условиях горного рельефа исследуемой территории ярко выражена вертикальная поясность растительности. В нижнем и среднем течении Еропола, Яблона и Бол. Пеледона и их притоков лиственница обычно образует редколесные насаждения на надпойменных террасах, водоразделах и склонах гор на высотах до 450—500 м над ур. м., которые выше сменяются кустарниковыми тундрами с кедровым стлаником. На высотах 650—700 м последние сменяются кустарничково-лишайниковыми и лишайниковыми тундрами. На высотах свыше 850—900 м начинаются каменистые пустыни.

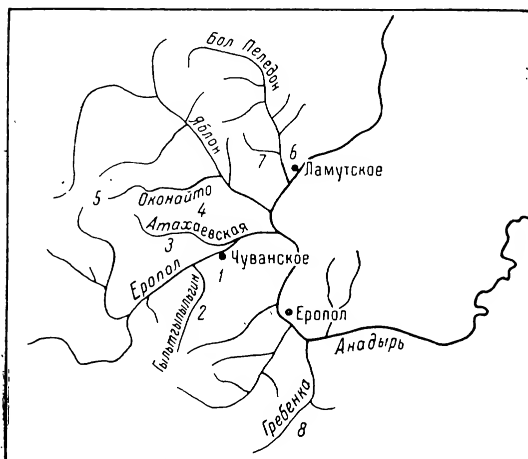
В верховьях рек участки лиственничных редколесий постепенно становятся менее значительными и уже не образуют ясно выраженного пояса. В пределах своего распространения лиственница приурочена к защищенным от ветров склонам и ложбинам стока. Нередко группы или отдельные низкорослые деревья встречаются на вершинах увалов или крутых склонах выше пояса кедрового стланика. Высота древостоя в лиственничных редколесьях не превышает 7—10 м, средний диаметр стволов 15—20 см. Расстояние между отдельными деревьями или группами из 4—5 деревьев составляет 10—15 м. Кустарниковый ярус в лиственничных редколесьях образуют кедровый стланик, ольховник и березка Миддендорфа. В травяно-кустарничковом ярусе в зависимости от местообитания встречаются *Betula exilis*, *Ledum decumbens*, *Chamaedaphne calyculata*, *Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Eriophorum vaginatum*, *Carex lugens*, *Polygonum tripterocarpum*, *P. ellipticum*, *P. viviparum*, *Rubus chamaemorus*, *Pedicularis capitata*, *P. lapponica*.

Из кустарниковых тундр в междуречье Еропола и Бол. Пеледона широко распространены кедровниковые и ольхово-кедровниковые тундры. По видовому составу растений травяно-кустарничковый и мохово-лишайниковый ярусы этих тундр сходны с лиственничными редколесьями. В зависимости от местообитания в травяно-кустарничковом ярусе кустарниковых тундр, кроме перечисленных видов, следует отметить еще *Oxycoccos microcarpus*, *Claytonia acutifolia*, *Eriophorum angustifolium*, *E. scheuchzeri*, *Saxifraga cernua*, *Carex angarae*, *C. eleusinoides*, *C. podocarpa*.

Наибольшим флористическим разнообразием отличаются кустарничковые тундры, занимающие обширные пространства в верховьях рек, и тундровые луговины. В этих местообитаниях встречаются *Minuartia arctica*, *M. biflora*, *Silene stenophylla*, *Dianthus repens*, *Cassiope tetragona*, *C. ericoides*, *Arctous alpina*, *A. erythrocarpa*, *Anemone sibirica*, *Papaver macounii*, *Dryas punctata*, *D. incisa*, *Hedysarum obscurum*, *Astragalus alpinus*, *Loiseleuria procumbens*, *Diapensia obovata*, *Dracocephalum palmatum*.

Каменистые пустыни занимают вершины и крутые склоны гор. Высшие растения распространены здесь отдельными особями или куртинками среди каменистых осыпей, россыпей и скалистых обнажений. Здесь обычны *Dicentra peregrina*, *Dryopteris fragrans*, *Hierochloë alpina*, *Trisetum spicatum*, *Delphinium chamissonis*, *Draba parvisiliquosa*, *Descurainia sophioides*, *Parrya nudicaulis*, *Saxifraga firma*, *S. spinulosa*.

Незначительными участками, в основном по долинам рек, располагаются низинные осоково-пушицевые и переходные осоково-сфагновые болота. Травостой на этих болотах образуют *Carex stans*, *C. aquatilis*, *C. vesicata*, *Saxifraga foliolosa*, *S. cernua*, *S. hirculus*, *Senecio frigidus*,



Картосхема пунктов сбора растений.

1 — окр. пос. Чуванское, 2 — р. Гыльтгыпыльгин, 3 — р. Атахаевская, 4 — окр. оз. Четырехугольного, 5 — р. Оконайто, 6 — окр. пос. Ламутское, 7 — р. Бол. Пеледон, 8 — р. Гребенка.

Caltha arctica, *Anemone richardsonii*, *Comarum palustre*, *Parnassia palustris*, *Eriophorum medium*, *E. scheuchzeri*, *Calamagrostis lapponica*, *Equisetum heleocharis*.

Из интересных флористических находок следует отметить *Stellaria sibirica*, *Potentilla anadyrensis*, *Cardamine hyperborea*, *Saxifraga kruhseana*, *Eritrichium aretioides*.

Ниже приводится перечень 282 собранных видов. Цифры — пункты сбора, показанные на картосхеме (см. рисунок). Гербарий собранных видов хранится в Институте биологических проблем Севера Дальневосточного научного центра АН СССР.

Cystopteris filix-fragilis (L.) Borb.	5
Woodsia alpina (Bolt.) S. Gray	2
W. ilvensis (L.) R. Br.	5
Dryopteris fragrans (L.) Schott	5
Equisetum arvense L.	4—6
E. heleocharis Ehrh.	4, 8
E. palustre L.	1
E. pratense Ehrh.	2, 6
E. variegatum Schleich.	5, 8
Lycopodium lagopus (Laest.) Zinserl.	5
L. pungens La Pyl.	2
Selaginella sibirica (Milde) Hieron.	5
Pinus pumila (Pall.) Regel	2, 5, 7
Larix gmelinii (Rupr.) Rupr.	2, 5, 7
Juniperus sibirica Burgsd.	5
Hierochloë alpina (Liljebl.) Roem. et Schult.	2, 4
Alopecurus aequalis Sobol.	2, 6
A. glaucus Less.	6
Arctagrostis arundinacea (Trin.) Beauv.	2, 8
A. latifolia (R. Br.) Griseb.	2, 3, 6, 8
Agrostis kudoi Honda	6
A. anadyrensis Rosh.	1, 6
Calamagrostis langsdorffii (Link) Trin.	2, 5, 6, 8
C. lapponica (Wahlb.) Hartm.	2
Trisetum molle (Michx.) Trin.	5
T. spicatum (L.) Richt.	2, 5, 6
Poa glauca Vahl.	5
P. malacantha Kom.	5, 6
P. ochotensis Trin.	2
P. pratensis L.	5, 6
Arctophila fulva (Trin.) Anderss.	2, 6
Festuca altaica Trin.	5
F. auriculata Drob.	3, 6
F. brachyphylla Schult.	5
F. hyperborea Holmen	4
F. ovina L.	6
Bromus arcticus Shear	1
B. pumpellianus Scribn.	2, 6
Elymus borealis Scribn.	6
E. sibiricus L.	1, 6
E. subfibrosus (Tzvel.) Tzvel.	6
Leymus interior (Hult.) Tzvel.	6
Hordeum jubatum L.	1, 2, 6
Eriophorum medium Cham.	4, 5
E. scheuchzeri Hoppe	2, 6
E. vaginatum L.	7, 8
Carex algida Turcz.	2, 5
C. angarae Steud.	5
C. aquatilis Wahlb.	4
C. eleusinoides Turcz.	2, 5, 8
C. globularis L.	2
C. lugens H. T. Holm	2, 5
C. melanocarpa Cham. et Trautv.	4, 5
C. pallida C. A. Mey.	1, 2
C. pediformis C. A. Mey.	2
C. podocarpa R. Br.	5, 8
C. rostrata Stokes	6
C. rariflora Wahlb.	4
C. rhynchophysa C. A. Mey.	7
C. saxatilis L.	2
C. scirpoidea Michx.	4
C. sordida Cham. et Heurk	2
C. stans Drej.	4
C. tripartita All.	5
C. vesicata Meinsh.	2, 6
Juncus brachyspathus Maxim.	8
J. albescens Fernald	6
J. castaneus Smith	2, 5, 7
Luzula beringensis Tolm.	5
L. confusa Lindb.	5
L. multiflora (Ehrh.) Desv.	3, 4, 5
L. nivalis Laest.	3
Tofieldia coccinea Rich.	4
T. pusilla (Michx.) Pers.	5
Veratrum oxysepalum Turcz.	5, 7, 8
Allium schoenoprasum L.	2, 3
Smilacina trifolia Desf.	7
Iris setosa (Pall.) Link	8
Coeloglossum viride (L.) Hartm.	7
Populus suaveolens Fisch.	2, 8
Chosenia arbutifolia (Pall.) A. Skvortz.	2, 7, 8
Salix alaxensis Coville	8

Salix arctica Pall.	8
S. fuscescens Anderss.	8
S. glauca L.	8
S. kolymensis Seem.	5
S. krylovii E. Wolf	5, 7
S. myrtilloides L.	5, 8
S. pulchra Cham.	2, 3, 8
S. reticulata L.	5
S. saxatilis Turcz. ex Ledeb.	5, 8
S. schwerinii E. Wolf	2, 6
S. tschuktschorum A. Skvortz.	2, 5, 8
Betula middendorffii Trautv. et C. A. Mey.	2, 5
B. platyphylla Sukacz.	2
Alnus fruticosa Rupr.	2, 8
A. kamtschatica Regel	5, 6, 7
Urtica angustifolia Fisch. ex Hornem.	6, 7
Koenigia islandica L.	7
Rumex aquaticus L.	2
R. arcticus L.	4
R. graminifolius Lamb.	1, 5
Oxyria digyna (L.) Hill	2, 5, 8
Polygonum ellipticum Willd. ex Spreng.	2, 4, 5, 8
P. humifusum Pall.	2
P. laxmannii Lepech.	8
P. tripterocarpum A. Gray	2—4, 8
P. viviparum L.	2, 4
Claytonia acutifolia Pall. ex Willd.	2, 4, 5, 8
C. eschscholtzii Cham.	8
Stellaria ciliatosepala Trautv.	6
S. dahurica Willd.	7
S. edwardsii R. Br.	5, 7
S. fischeriana Ser.	4—6
S. longifolia Muehl. ex Willd.	8
S. palustris Ehrh.	1, 2
S. sibirica (Regel et Til.) Schischk.	3
Cerastium beeringianum Cham. et Schlecht.	3
C. jenisejense Hult.	2
Minuartia arctica (Stev.) Aschers. et Graebn.	3, 7
M. biflora (L.) Schinz et Thell.	3, 5
M. macrocarpa (Pursh) Ostenf.	2, 5
M. verna (L.) Hieron	2, 3, 5
Arenaria capillaris Poir.	6
A. formosa Fisch. ex DC.	7
A. tschuktschorum Regel	6, 7
Moehringia lateriflora (L.) Fenzl	5
Merckia physodes (DC.) Fisch.	4, 8
Silene stenophylla Ledeb.	2, 5, 6
Lychnis affinis J. Vahl	3, 6
L. macrosperma (Porsild) I. Anders.	5
Dianthus repens Willd.	2, 5
Caltha arctica R. Br.	5
C. violacea Khokhr.	6
Trollius membranostylis Hult.	5, 7
Aconitum delphinifolium DC. ssp. *anadyrense* Worosch.	5
Anemone richardsonii Hook.	5, 4
A. sibirica L.	4
Pulsatilla dahurica (Fisch.) Spreng.	5
P. multifida (Pritz.) Juz.	5
Ranunculus borealis Trautv.	2
R. gmelinii DC.	6
R. lapponicus L.	2, 4
R. nivalis L.	5
Thalictrum alpinum L.	5
T. sparsiflorum Turcz. ex Fisch. et C. A. Mey.	1, 2
Papaver macouni Greene	5, 6
P. microcarpum DC.	2, 7
Dicentra peregrina (Rud.) Makino	2, 4, 5
Corydalis arctica M. Pop.	4, 5
Barbarea orthoceras Ledeb.	2, 6
Rorippa barbareifolia (DC.) Kitag.	1
R. palustris (Leyss.) Bess.	2, 6
Cardamine bellidifolia L.	5
C. hyperborea O. E. Schulz	5
C. microphylla Adams	5
C. pratensis L. s. l.	2, 4
Draba cinerea Adams	6
D. hirta L.	3—5
D. parvisiliquosa Tolm.	3, 5
Descurainia sophioides (Fisch.) O. E. Schulz	1, 2
Arabis kamtschatica Fisch.	1, 3, 5, 6
Erysimum hieracifolium L. s. l.	1, 3, 5, 6
E. pallasii (Pursh) Fern.	2, 5
Parrya nudicaulis (L.) Regel	2, 4, 5
Sedum cyaneum Rud.	3, 7
Rhodiola rosea L.	3
Saxifraga cernua L.	5
S. foliolosa R. Br.	7
S. grandipetala (Engl. et Irmsch.) Losinsk.	5
S. hieracifolia Waldst. et Kit.	2, 3
S. hirculus L.	3, 7
S. hyperborea R. Br.	5, 6
S. kruhseana Fisch.	4
S. nelsoniana D. Don	2, 5, 8
S. nivalis L.	5
S. redowskiana Sternb.	2, 4, 5
S. spinulosa Adams	2, 5, 6
Chrysosplenium tetrandrum Fries	5
Parnassia kotzebuei Cham. et Schlecht.	4, 8
P. palustris L.	2, 8
Ribes triste Pall.	6, 7
R. dikuscha Fisch.	2
Spiraea stevenii (Schneid.) Rydb.	2, 5, 8
Rubus arcticus L.	2, 6, 8
R. chamaemorus L.	2
Comarum palustre L.	4, 8
Potentilla anadyrensis Juz.	6
P. arenosa (Turcz.) Juz.	5
P. nivea L.	5
P. stipularis L.	2, 4, 5
P. uniflora Ledeb.	5, 6
Dasiphora fruticosa (L.) Rydb.	2, 4, 8
Novosieversia glacialis (Adams) Bolle	5
Dryas incisa Juz.	5
D. punctata Juz.	2, 5
Sanguisorba officinalis L.	1, 4
Rosa acicularis L.	2, 4—6
Astragalus alpinus L.	1, 3, 5, 8
A. schelichovii Turcz.	1
A. tugarinovii N. Basil.	6, 8
Oxytropis evenorum Jurtz. et Khokhr.	5
O. longipes Fisch.	3, 5
O. tschuktschorum Jurtz.	5
O. vassilczenkoi Jurtz.	3, 5
Hedysarum obscurum L.	2, 4, 8
Lathyrus pilosus Cham.	6
Empetrum nigrum L.	2
Viola repens Turcz.	2
Epilobium palustre L.	2, 6
Chamaenerion angustifolium (L.) Scop.	5
C. latifolium (L.) Th. Fries et Lange	2, 5, 8
Hippuris vulgaris L.	8

Bupleurum triradiatum Adams ex Hoffm.	3, 4
Cnidium cnidiifolium (Turcz.) Schischk.	2
Pyrola grandiflora Rad.	2, 5
P. incarnata (DC.) Fisch.	1, 2, 5
Ramischia obtusata Freyn	2
Ledum decumbens (Ait.) Small	2, 5, 8
Rhododendron aureum Georgi	2
Loiseleuria procumbens (L.) Desv.	2
Cassiope ericoides (Pall.) D. Don	4
C. tetragona (L.) D. Don	2, 3, 5
Andromeda polifolia L.	4—6
Chamaedaphne calyculata (L.) Moench	6
Arctous alpina (L.) Niedenzu	2, 5, 8
A. erythrocarpa Small	5, 8
Oxycoccos microcarpus Turcz.	2
Vaccinium uliginosum L.	2, 8
V. vitis-idaea L.	2, 8
Diapensia obovata (Fr. Schmidt) Nakai	5
Androsace bungeana Schischk. et Bobr.	6
A. septentrionalis L.	6
Gentiana glauca Pall.	4—6
Menyanthes trifoliata L.	8
Polemonium boreale Adams	8
P. acutiflorum Willd.	2, 4, 5
Myosotis asiatica Schischk.	2, 5
Dracocephalum palmatum Steph.	5
Eritrichium aretioides (Cham.) DC.	3, 7
E. villosum (Ledeb.) Bunge	5, 6
Lagotis minor (Willd.) Standl.	5
Castilleja elegans Malte	5
C. hyparctica Rebr.	8
C. rubra (Drob.) Rebr.	2
Pedicularis capitata Adams	5
P. labradorica Wirsing	4, 5, 8
P. lanata Willd.	2, 5
P. lapponica L.	2, 4, 5
P. oederi Vahl	2
P. sceptrum-carolinum L.	7
Boschniakia rossica (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch.	8
Pinguicula variegata Turcz.	5
Galium boreale L.	2, 5
Linnaea borealis L.	5, 6
Valeriana capitata Pall.	2, 4—6, 8
Erigeron elongatum Ledeb.	2, 5
E. humilis Graham	3, 5
E. tilingi Worosch.	5
Antennaria dioica (L.) Gaertn.	2, 3, 5, 8
A. friesiana (Trautv.) Ekman	4, 5
Tanacetum boreale Fisch.	8
Artemisia arctica Less.	2, 4, 5
A. boreale Pall.	2, 5, 8
A. glomerata Ledeb.	7
A. kruhseana (Bess.) Turcz.	5
A. tilesii Ledeb.	8
Nardosmia frigida (L.) Hook.	2, 5, 8
N. glacialis Ledeb.	5
Arnica frigida C. A. Mey. ex Iljin	1, 5, 6, 8
A. intermedia Turcz.	4
Cacalia hastata L.	1, 6
Senecio atripurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch.	5
S. campester (Retz.) DC.	5
S. subfrigidus Kom.	2, 4
S. tundricola Tolm.	5
Saussurea pseudoangustifolia Lipsch.	8
S. pseudotilesii Lipsch.	5
Taraxacum ceratophorum (Ledeb.) DC.	8
T. arcticum (Trautv.) Dahlstr.	5
Lactuca sibirica Benth. ex Maxim.	5, 6
Crepis chrysantha (Ledeb.) Froel.	5

ЛИТЕРАТУРА

Васильев В. Н. (1956). Растительность Анадырского края. — Тюлина Л. Н. (1936). О лесной растительности Анадырского края и ее взаимоотношении с тундрой. Тр. Арктич. инст., 40.

Зональный научно-исследовательский институт сельского хозяйства Северо-Востока,
Институт биологических проблем Севера ДВНЦ АН СССР,
Магадан.

Получено 24 VII 1977.

УДК 581.84 : 634.0.56

Т. А. Уранова

К ВОПРОСУ О ВЛИЯНИИ КОСМИЧЕСКИХ ЯВЛЕНИЙ НА ПРИРОСТ ДРЕВЕСИНЫ

T. A. URANOVA. ON THE INFLUENCE OF COSMIC PHENOMENA ON THE TREE-RINGS GROWTH

Обсуждена связь колебаний радиальных древесных приростов ΔR с циклами солнечной активности и солнечно-планетным динамическим циклом, а также со вспышками сверхновых звезд. Показано преобладание зеркального типа связи прироста с солнечно-планетным циклом на материале большого числа многовековых рядов годичных приростов. Выявлены вековой (80—90 лет) и сверхвековые (200 и более 1000 лет)

циклы изменений прироста. Обнаружено явление фазовых расхождений его с солнечно-планетным циклом, подверженных той же вековой цикличности. Показано, что изменения прироста более тесно следуют за изменениями динамического солнечно-планетного коэффициента K, нежели за числами Вольфа. На основании этого факта и учета колебательного сдвига фаз, а также возможности теоретического предвычисления K осуществлена попытка длительного прогноза прироста древесины с точностью порядка 10%. На обширном статистическом материале показано, что вспышки 8 сверхновых звезд, произошедшие за последние два тысячелетия, не оказывают влияния на древесный прирост. Показаны источники ошибочного противоположного вывода, полученного Ловелиусом (1974).

Вопрос об отрицательном влиянии на радиальный прирост древесины ΔR жесткого излучения сверхновых звезд SN, т. е. излучения, быстро достигающего солнечной системы, был рассмотрен Н. В. Ловелиусом (1974). Это исследование вызвало ряд вопросов как в связи с изменившимися к настоящему времени представлениями об энергетике вспышек (современные теоретические представления о них не дают оснований надеяться, что излучение около 10^{51-52} эрг заметно скажется на земных процессах), так и в связи с использованной методикой, в том числе с примененными методами статистической обработки материала. Прежде всего возникает вопрос, как можно вести поиски влияния вспышек сверхновых на прирост древесины, не учитывая предварительно общеизвестного влияния солнечной активности, которое заведомо больше искомого эффекта. Кроме того, применение метода наложенных эпох (аналогичного методам, применяемым для исследования периодичности блеска звезд) правомерно лишь тогда, когда изучаемое явление заведомо показывает хотя бы цикличность, если не периодичность, в течение каких-то интервалов времени. А это в случае искомого влияния SN не доказано. Ниже показано, к каким выводам относительно влияния вспышек SN на ΔR приводит более строгая статистическая обработка материала, полученного Ловелиусом (1974).

В первую очередь следует учесть влияние солнечного цикла. Благодаря весьма ценному материалу Ловелиуса (1974) — прослежен ряд длительностью порядка восьми веков, даны непосредственные измерения приростов, не искаженные осреднением по ряду деревьев или намеренным исключением вековых эффектов, что часто делается, — удалось пролить свет на некоторые особенности связи солнечного цикла с ΔR. Хотя сам факт этой связи хорошо известен, ее детали, механизм и многие особенности изучены плохо. Так, в литературе нет даже ясности по вопросу о том, соответствуют ли максимумы чисел Вольфа (мах W) минимумам или максимумам прироста ΔR. Можно, например, сравнить результаты В. Г. Нестерова, Т. Г. Битвинскаса (1974), В. Г. Колищука (1967) с результатами С. И. Костина (1968) и Н. В. Ловелиуса (1972).

Для рассмотрения этого и других вопросов, кроме материала, полученного Ловелиусом (1974), использованы данные других работ (Schulman, 1956; Колищук, 1967; Костин, 1968; Кабец, 1972; Ловелиус, 1972; Шиятов, 1972; Колчин, Черных, 1977), содержащие либо измерения отдельных деревьев-долгожителей, либо их осреднение для ряда моделей из одной местности. В основном выводы получены на материале различных хвойных пород, но они оказались справедливы также и для дуба черешчатого (Кабец, 1972).

Что касается данных о солнечной активности, то числа Вольфа W хорошо известны лишь после 1750 г., хуже — для периода 1700—1750 гг., а для более раннего времени имеются лишь моменты max и min солнечной активности, реконструированные на основании отрывочных летописных данных о наблюдавшихся невооруженным глазом группах солнечных пятен, о полярных сияниях, имеющих достаточно четкую связь с солнечной активностью, и некоторых других. Мы использовали известный ряд Шове (Schove, 1955) для этих моментов, простирающийся до 648 г. до н. э.

В 1973 г. сотрудницей Государственного астрономического института им. П. К. Штернберга В. С. Прокудиной (1973) была установлена зависимость между показателем солнечной активности и выведенным ею

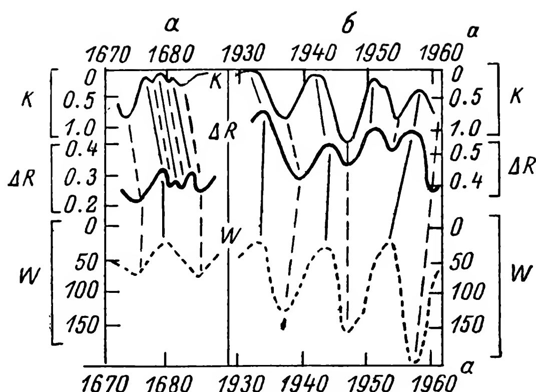


Рис. 1. Зеркальное соответствие формы двух участков кривой прироста ΔR *Juniperus turkestanica* Kom. с кривыми изменения индекса K и чисел Вольфа W.

По оси абсцисс — годы: *а* — 1670—1690, *б* — 1930—1960, *по оси ординат* (*слева* для рис. 1, *а* и *справа* для рис. 1, *б*) отложены значения индекса K, приростов ΔR (мм) и чисел Вольфа W. Кривые изображают ход изменения со временем индекса K (*тонкая кривая*), прироста ΔR (*жирная*) и чисел Вольфа (*пунктирная*). *Тонкие прямые сплошные* линии соединяют максимумы кривой прироста ΔR с соответствующими им по форме минимумами кривых K и W (даны в зеркальном отображении); *штриховые линии* выполняют ту же роль для минимумов кривой ΔR и максимумов K и W.

геометрико-динамическим коэффициентом K, отражающим совокупное влияние на солнечную активность, во-первых, так называемых планетных конфигураций (т. е. положений, в которых наиболее массивные планеты располагаются в одном направлении от Солнца) и, во-вторых, скорости изменения углового орбитального момента Солнца относительно центра масс солнечной системы. Величины коэффициента K вычисляются на основании известных небесно-механических параметров практически для любого момента в прошлом и будущем и приводятся автором для периода 1600—1987 гг.

Ввиду отсутствия точных данных о числах Вольфа до XVIII в. и того факта, что они подвержены большим флуктуациям, превышающим размеры среднего значения W, к исследованиям зависимости приростов ΔR от солнечно-планетного цикла были привлечены также коэффициенты K (Прокудина, 1973). В результате удалось выяснить ряд интересных особенностей этой зависимости. Неожиданным и интересным результатом явилось то, что связь ΔR с W оказалась статистически менее тесной, чем связь ΔR с K. Это хорошо иллюстрирует рис. 1, *а*, где дан один из примеров того, как тонкие детали поведения кривой ΔR (t) в 11-летнем цикле практически повторяют изменения коэффициента K со временем. При этом наблюдается зеркальная связь, при которой min ΔR соответствует max K, и обратно. Изменения же W более грубо следуют за изменениями ΔR. Так, на рис. 1, *б* видно, что в начале 50-х годов XX в. прирост арчи имел вторичный максимум, практически тождественный по форме и по времени максимуму зеркальной кривой K (t); кривая же чисел Вольфа не показывает этого феномена. Таких примеров можно привести множество для арчи и других деревьев. Кроме того, вычислялись r — коэффициенты ранговой корреляции моментов экстремумов кривых ΔR (t) и зеркальных кривых W (t) и K (t). При этом $r_{\Delta R/K}$ всегда выше, чем $r_{\Delta R/W}$. Так, для дуба черешчатого (Кабец, 1972), коэффициент корреляции разноименных экстремумов кривых ΔR (t) и K (t) составляет $r_{\Delta R/K}=0.42$, а для ΔR (t) с W (t) — $r_{\Delta R/W}=0.30$. Для ели сибирской из Мангазеи (Шиятов, 1972) (средняя модель по 77 деревьям) соответственно получено 0.75 и 0.38. Все это убеждает в том, что связь ΔR с K более тесная, чем с W. Это обстоятельство легко объясняется тем, что механизмы солнечной активности сочетают в себе целый ряд сложных физических процессов, протекающих в недрах Солнца. Для этих процессов динамическое влияние планетной системы является лишь «спусковым механизмом»; влияние же Солнца на земную атмосферу — не единственная причина изменений, протекающих в ней. В то же время намечается ряд путей, по которым чисто динамические особенности солнечно-планетного цикла могут оказывать прямое физическое воздействие на электромагнитные свойства земной атмосферы. Ясно во всяком случае, что влияние солнечной активности на электромагнитные свойства атмосферы и отсюда на ее циркуляцию и климатические условия — слишком «неповоротливый» и потому не единственный механизм для тонкого отображения поведения

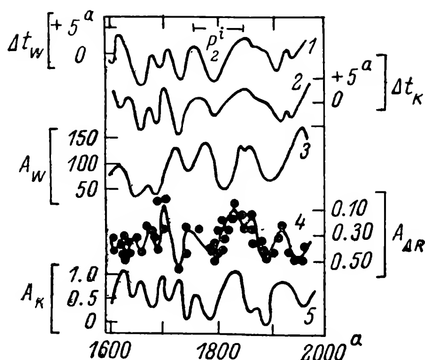


Рис. 2. Проявления векового цикла P_2 в изменениях амплитуд 11-летних циклов прироста, чисел Вольфа, индекса K и в сдвигах фаз кривой прироста относительно кривых чисел Вольфа и индекса K.

По оси абсцисс — время (годы), *по оси ординат* — сдвиги фаз (годы), амплитуды 11-летних циклов чисел Вольфа, индекса K и приростов (мм).

1 — величина сдвига фаз кривой прироста относительно кривой изменений чисел Вольфа (Δt_W); *2* — то же относительно кривой изменения индекса K (Δt_K); *3* — амплитуда 11-летних циклов чисел Вольфа (A_W); *4* — амплитуда 11-летних циклов прироста ($A_{\Delta R}$); *точки* — отдельные значения амплитуд 11-летнего цикла приростов; *5* — амплитуда 11-летних циклов индекса K (A_K).

Расстояния между соседними вершинами кривых *1—5* соответствуют длинам отдельных вековых циклов P_2 в изменениях сдвигов фаз и амплитуд.

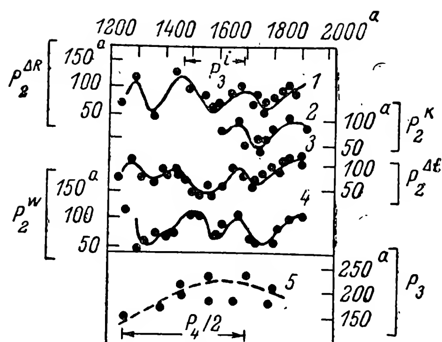


Рис. 3. Сверхвековые циклы P_3 и P_4.

По оси абсцисс — время (годы), *по оси ординат* — длины вековых циклов (годы), *точки* — отдельные значения длин вековых циклов P_2, *кривые* — осредненный ход изменения вековых циклов.

1 — изменение длин вековых циклов приростов ΔR *Juniperus turkestanica* и *Pinus mughus*; *2* — изменение длин вековых циклов индекса K; *3* — изменение длин вековых циклов величины сдвига фаз Δt_K и Δt_W (см. подпись к рис. 2); *4* — изменение длин вековых циклов чисел Вольфа W (расстояния между соседними вершинами кривых *1—4* соответствуют длинам отдельных сверхвековых циклов P_3 в вековых циклах сдвигов фаз и амплитуд); *5* — изменение сверхвековых циклов P_3^{ξ} по всем приведенным выше показателям.

кривых $\Delta R\ (t)$, тогда как прямое влияние динамики солнечно-планетной системы через электромагнитные агенты более «оперативно» влияет на прирост.

Ввиду изложенного при изучении связи древесных приростов с солнечно-планетным циклом мы использовали параллельно величины W и K.

Сопоставление целого ряда длительных рядов изменений ΔR с изменениями W и K дало возможность заключить, что связь их действительно является зеркальной. Для арчи (Ловелиус, 1974), трех сосен (Колищук, 1967), мангазейской ели и средней модели из 77 елей (Шиятов, 1972), а также дуба черешчатого (Кабец, 1972) максимумы ΔR совпадают с минимумами W и K в 2—4 раза чаще, чем max с max или min с min.

Весьма важно, что при этом зеркальная связь $\Delta R\ (t)$ с $W\ (t)$ и $K\ (t)$ усложнена тем, что max ΔR испытывают периодические сдвиги фазы Δt относительно моментов соответствующих min W и K, т. е. первые то предваряют, то опережают последние; аналогичные колебания синхронно с этими совершают и min ΔR по отношению к мах W и K. При этом форма кривых $\Delta R\ (t)$ остается подобной зеркальным кривым $K\ (t)$ и $W\ (t)$. Примером этому может служить рис. 1, *б*. Сдвиги фаз Δt не беспорядочны, а меняются циклически, со средним периодом $P_2 \sim 80$—90 лет, сходным с вековым периодом солнечной активности. Так как амплитуда сдвигов Δt достигает почти половины основного 11-летнего цикла, то временами зеркальная связь кажется измененной на прямую, как это произошло, например, в прошлом столетии с приростом горной сосны (Колищук, 1967). Отсюда разноречивые выводы по этому вопросу. Особенно опасно делать заключения о зеркальной или прямой связи изменений ΔR с W и K там, где ряды ΔR не превышают двух-трех столетий, так как этого недостаточно для выявления вековых и сверхвековых колебаний. В принципе не исключено, что в каких-то условиях произрастания может встретиться и прямая связь ΔR с W и K, однако пока рассмотренные сколько-нибудь длительные ряды ΔR не показали ее.

На рис. 2 иллюстрируется вековая цикличность сдвигов моментов экстремумов прироста арчи ΔR относительно чисел Вольфа и коэффициента K, т. е. Δt_W и Δt_K.

Синхронно с вековой периодичностью величины уклонений фазы Δt_W и Δt_K происходят также вековые изменения амплитуд прироста $A_{\Delta R}$, т. е. значений прироста в эпохи максимумов 11-летнего цикла, а также амплитуд чисел Вольфа A_W и коэффициента K (A_K). Эти колебания амплитуд для арчи сопоставлены с колебаниями сдвига фаз Δt_W и Δt_K на рис. 2. Все кривые имеют средний период векового цикла P_2 ~80—90 лет, что служит косвенным подтверждением реальности обнаруженного явления уклонений моментов экстремумов прироста от экстремумов W и K.

В свою очередь длительность отдельных вековых циклов P_2 колеблется с периодом более высокого порядка P_3 около 200 лет, также синхронно для $A_{\Delta R}$, A_W, A_K, Δt_W, Δt_K (рис. 3). Намечается и $P_4 > 1000$ лет (рис. 3).

Сходные значения вековых и сверхвековых периодов мы получили при разложении рядов ΔR (t), K (t), W (t) методом гармонического анализа.

Значения P_2, P_3, P_4 близки к тем, которые обнаружены рядом авторов для солнечной активности и различных природных земных процессов (Эйгенсон, 1963).

В вековом и сверхвековом циклах вновь проявляется свойство зеркальности (рис. 2), а также более тесная связь поведения ΔR (или $A_{\Delta R}$) с изменениями K, нежели с W. Так, для дуба и арчи коэффициенты корреляции длин отдельных циклов P_2 прироста и K примерно вдвое выше, чем для корреляции длин циклов прироста и W.

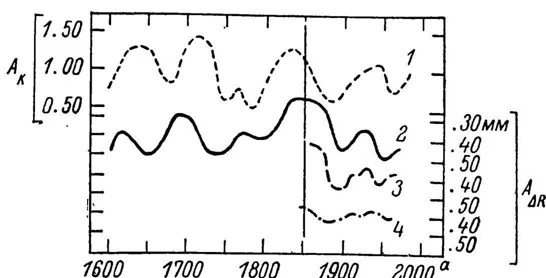
Бо́льшая теснота связи ΔR с K, нежели с W, заставила попытаться использовать это обстоятельство для прогнозирования прироста древесины.[1] Очевидно, такие прогнозы имеют смысл в хозяйственном отношении не для коротких отрезков времени, где наверняка скажутся всевозможные случайные эффекты, а в масштабах векового цикла, который соизмерим со временем созревания древесины для хозяйственного использования. Таким образом, имеет смысл прогнозировать средние значения прироста в 11-летнем цикле, либо, что удобнее, максимальные его значения $A_{\Delta R}$, соответствующие годам минимумов солнечно-планетного цикла. Зеркальное подобие формы кривых позволяет искать функциональное выражение существующей между ними статистической зависимости. Для этого следует строить коррелограмму значений $A_{\Delta R}$ и A_K и вычислить соответствующее ей уравнение регрессии $A_{\Delta R}$ на A_K. Однако, как показывает практика, при визуально хорошо заметном подобии форм кривых $A_{\Delta R}$ (t) и A_K (t) корреляция их ординат, отнесенных к общим абсциссам, оказывается невысокой и статистически незначимой. Так, для средней кривой прироста по 77 сибирским елям (Шиятов, 1972) для моментов t через каждые 10 лет получен незначимый коэффициент корреляции $r=0.01$ с кривой A_K (t), а для моментов экстремумов прироста корреляция $A_{\Delta R}$ $(t_э)$ с A_K $(t_э)$ составляет $r=0.40$ и также незначима. Это происходит в силу описанного выше взаимного колебательного смещения фаз кривых $A_{\Delta R}$ (t) и A_K (t). Этот процесс не нарушает подобия форм кривых, но «размывает» коррелятивную связь отдельных ординат.

Более точное отображение подобия форм кривых $A_{\Delta R}$ (t) и A_K (t) дает коррелятивная зависимость ординат экстремумов $A^э_{\Delta R}$ $(t_{\Delta R})$ с ординатами соответствующих им по форме экстремумов кривой $A^э_K$ (t_K), имеющих сдвиг по времени относительно первых $\Delta t=t_K-t_{\Delta R}$. Величины Δt подвержены циклическим колебаниям во времени, как было показано выше. Зависимость $A^э_{\Delta R}$ от $A^э_K$ для мангазейских елей, полученная этим новым способом (для того же отрезка времени, что и выше), имеет значимый коэффициент корреляции $r=0.734$ и ей соответствует более крутая линия регрессии. Эта последняя может быть использована для прогноза амплитуд прироста $A_{\Delta R}$ следующим образом. Коэффициенты уравнения линии

[1] В этой связи отметим, что В. Г. Нестеров (1971) нашел, что прогнозирование засух лучше осуществляется не по числам Вольфа, а по величине приливообразующих сил. Последние входят в состав коэффициента K.

Рис. 4. Прогнозирование прироста *Juniperus turkestanica* на основе индекса *K*.

По оси абсцисс — время (годы), *по оси ординат* — амплитуды A_K 11-летних циклов индекса *K* (*слева*) и амплитуды приростов $A_{\Delta R}$ (мм) (*справа*). *Слева* от вертикальной черты — участки кривых, использованные для построения формул прогнозирования.
1 — вычисляемый ход амплитуды A_K; *2* — наблюдаемый ход амплитуды $A_{\Delta R}$ прироста *Juniperus turkestanica*; *3* — амплитуды прироста, прогнозированные с учетом колебания фазы Δt_K; *4* — то же без учета Δt_K.



регрессии вида $A_{\Delta R}=a+bA_K$ вычисляются по способу наименьших квадратов на основании сопоставления экстремальных значений $A^э_{\Delta R}(t_{\Delta R})$ с соответствующими $A^э_K(t_K)$. Для моментов t_K, входящих в область прогноза (теперь уже любых, а не только экстремальных), берутся известные значения $A_K(t_K)$ и с ними вычисляются $A^{выч.}_{\Delta R}$. Однако значений $A^{выч.}_{\Delta R}$ кривая $A_{\Delta R}(t)$ будет достигать уже не в заданные моменты t_K, а в моменты $t_{\Delta R}=t_K-\Delta t$. Для определения Δt необходимо построить график $\Delta t\,(t_K)$ для того же отрезка времени, что и регрессионная формула, а затем экстраполировать его на интервал времени прогноза. При этом следует учитывать среднюю продолжительность и амплитуду циклов построенной кривой $\Delta t\,(t_K)$, специфические для каждой древесной породы и каждой местности.

Применяя описанную методику прогноза, удалось повысить точность прогноза приростов древесины, по сравнению с тем как это делалось нами ранее (Уранова, 1976а), по коррелятивной зависимости одномоментных значений $A_{\Delta R}$ и A_K (рис. 4). Для оценки точности прогноза регрессионная формула вычислялась по части интервала наблюдений, а прогноз строился для последующего интервала времени, также охваченного наблюдениями. Точность прогноза δ вычислялась как отношение среднего модуля уклонений предвычисленных значений от наблюдаемых $\delta=\overline{|A^н_{\Delta R}-A^{выч}_{\Delta R}|}$ к среднему значению наблюдаемых $\bar{A}_{\Delta R}$ на отрезке прогнозирования. Для арчи первым способом была достигнута (Уранова, 1976а) для дат XX в. точность прогноза $\delta=22\%$, а новым способом — 12% (вычисленные и наблюдаемая кривые сопоставлены на рис. 4); для дуба черешчатого (Кабец, 1972) точность возросла с 27 до 10.5%, а для средней модели сибирской ели (Шиятов, 1972) — с 10 до 8%. Заметим, что прогноз, произведенный тем же новым способом, но с использованием A_W вместо A_K, оказался менее точным, как и следовало ожидать: для сибирской ели $\delta_W=11\%$. Новым способом были получены также прогнозы для средней модели из 100 хвойных по Ловелиусу (1972) ($\delta=7$—8%), для сосны 339 по Колищуку (1967) ($\delta=15\%$), а также для 1500-летней сосны *Pinus flexilis* из работы Шульмана ($\delta=6\%$) (Schulman, 1956).

Известные нам до 1987 г. значения A_K позволили сделать прогноз и для будущего десятилетия. Так, для средней модели хвойных из разных областей СССР (Шиятов, 1972) следует ожидать увеличения амплитуды индекса прироста к 1980 г. со 105 до 110, а после 1982 г. она должна снизиться до 100.

Предвычисляя $A_{\Delta R}$ — значения максимального прироста в 11-летнем цикле, можно перейти от них к среднему значению прироста, так как для каждого дерева существует вполне четкая коррелятивная зависимость ΔR_{max} и ΔR_{min}, или огибающих максимальных и минимальных приростов в 11-летнем цикле.

Подробное изучение особенностей связи приростов ΔR с солнечно-планетным циклом, в частности подтверждение их зеркальной зависимости и установление иерархии их цикличности, позволило с бо́льшими основаниями вернуться к суждению о влиянии на приросты вспышек сверхновых. Помимо материалов Ловелиуса, использованы данные некоторых

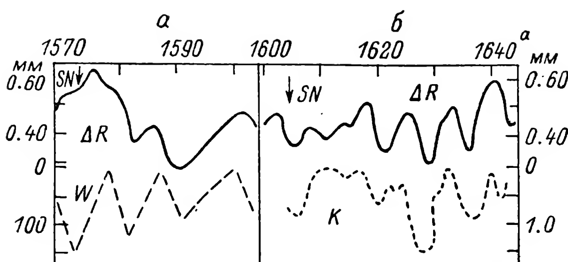


Рис. 5. Моменты вспышек сверхновых Тихо Браге (1572 г.) и Кеплера (1604 г.) в соответствии с фазами кривой прироста *Juniperus turkestanica* (*сплошная линия*) и соответствующих ей кривых чисел Вольфа (*штрихи*) и индекса *К* (*пунктир*).

По оси абсцисс — время (годы), *по оси ординат* — приросты (мм), числа Вольфа (*слева*) и индекс *К* (*справа*); *стрелками* отмечены моменты вспышек.

из цитированных выше работ, а также работы Шульмана (Schulman, 1956) и Колчина и Черных (1977).

В отношении упомянутой в начале статьи работы можно сказать следующее. Проведенное нами прямое сопоставление кривых ΔR (t) арчи в эпохи после трех вспышек, обсуждаемых Ловелиусом (1974), показало, что они падают на различные фазы 11-летнего цикла изменений ее прироста, который находится в явном соответствии с солнечно-планетным циклом. На рис. 5, *а* видно, что вспышка SN 1572 г. приходится на середину восходящей ветви кривой ΔR (t), затем толщины колец возрастают еще 4 года, а последующее падение и новый подъем ΔR обусловлены не вспышкой SN, а ходом W (t) (зеркальная связь). Вспышка SN 1604 г. приходится на минимум ΔR (t), обусловленный наличием максимума K, затем следует подъем прироста, а не его спад; все изменения ΔR за последующие 40 лет протекают в соответствии с изменениями K (рис. 5, *б*), а также W. Следует сказать, что рассмотрение Ловелиусом (1974) вспышки SN, послужившей причиной образования радиоисточника Кассиопея А и отнесенной автором к 1700 г., основано на недоразумении, так как вспышка эта никем достоверно не наблюдалась, дата ее была определена ориентировочно по современной скорости расширения газовой оболочки, с неуверенностью порядка 100 лет, а по новейшим данным составляет 1667±8 (Псковский, 1974). Поэтому SN Кассиопея А не пригодна для рассмотрения эффектов, протекающих в течение 10—15 лет после вспышки.

Ввиду различия фаз солнечного цикла, на которые падают вспышки трех SN, методика «наложенных эпох», т. е. осреднения отрезков кривой ΔR (t) (в процентах к приросту накануне вспышки), в корне неверна, ибо может применяться лишь для явлений, находящихся в одной фазе. Тем не менее, повторив вычисления Ловелиуса (и добавив вычисление средних квадратических ошибок σ для средних точек его кривой), мы убедились, что различия этих точек, согласно критерию Стьюдента, несущественны. Рис. 6, где воспроизведена средняя кривая из работы

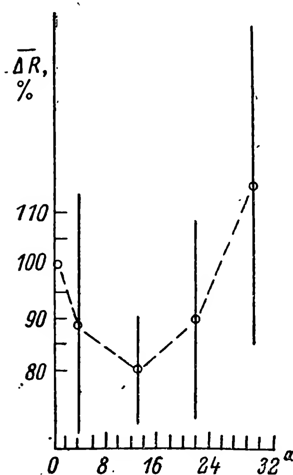


Рис. 6. Осредненная кривая прироста *Juniperus turkestanica* для эпох после вспышек сверхновых по Ловелиусу (1974 г.) с добавлением вычисленных для точек этой кривой средних квадратических ошибок (*вертикальные отрезки*).

По оси абсцисс — число лет, протекших с моментов вспышек сверхновых; *по оси ординат* — прирост (%) к средней величине прироста за 5 лет до соответствующей вспышки.

Ловелиуса (1974) и нанесены отрезки, равные ошибкам σ, иллюстрирует это обстоятельство. Ошибки так велики в силу того, что осредняемые отрезки кривой представляют собой разнородный материал, не имеющий общей тенденции; резкий подъем средней кривой в конце 30-летнего периода после вспышек обязан лишь сильному росту $\Delta R\ (t)$ на одном из осредняемых отрезков, а именно в 1720-е годы. Этот рост обусловлен вековым изменением W и K, а сам этот временной интервал, как было сказано выше, включен в рассмотрение вопроса неправомерно.

Возможное влияние вспышек SN на прирост древесины с учетом колебаний по 11-летнему циклу было обсуждено нами (Уранова, 1976б) по более обширному материалу (Schulman, 1956; Колищук, 1967; Ловелиус, 1972, 1974; Шиятов, 1972) как для упомянутых трех сверхновых, так и для более ранних вспышек 902, 1054 и 1181 гг. Было показано, что вспышки этих шести SN приходятся на самые различные фазы 11-летнего цикла прироста.

Однако, рассматривая вопрос о длительном влиянии вспышек SN на прирост ΔR, необходимо учитывать не только изменения прироста, образующие 11-летний цикл, но и вековые циклы, индивидуальная длительность которых колеблется от 40 до 120 лет. При этом у одних деревьев амплитуда колебаний в вековом цикле может быть больше, чем амплитуда 11-летнего, у других — наоборот. Чтобы рассмотреть вековые изменения ΔR, необходимо располагать длительными однородными рядами измерений ΔR, охватывающими каждый не менее двух вспышек SN. Такой материал дают либо отдельные деревья-долгожители, подобные арче, изученной Ловелиусом (1974), или американской остистой сосне, либо тщательно состыкованные ряды образцов из одного и того же места произрастания. То и другое мы нашли в работе Шульмана (Schulman, 1956), содержащей измерения колец живой и археологической древесины, и в недавно опубликованной работе Колчина и Черных (1977), проводивших датировку археологических и ныне существующих архитектурных памятников древнерусских северо-западных городов.

В случае, если вспышки SN влияют на прирост (например, вызывают его угнетение), можно было бы ожидать, что в каждой отдельной кривой прироста $\Delta R\ (t)$ фазы φ_{80} вековых циклов для моментов вспышек всех SN, появившихся за период роста дерева, будут сходны. То же относится к кривым, построенным по совокупности деревьев, взятых из одного строения, а потому с большой вероятностью вырубавшихся в одном и том же лесном массиве и пересекавшихся по времени жизни. В этом случае законным будет осреднение для каждой SN таких фаз, полученных по ряду стволов. Фазы φ_{80} для какой-либо SN по деревьям, происходящим из разных местностей, вообще говоря, могут быть неодинаковы в силу различия микроклиматических и экологических условий и вытекающей отсюда априори разной реакции прироста на космическую радиацию. Это различие фаз может быть статистически существенным, как и показали вычисления для образцов, измеренных Шульманом и Колчиным. Так, например, лишь для пунктов, расположенных по линии Белоозеро—север Онежского озера, фазы φ_{80} для момента вспышки SN 1572 г. колеблются от 0.12 до 0.50 и их различие статистически достоверно; для той же SN в различных пунктах запада североамериканского континента φ_{80} колеблются от 0.70 до 0.91, поэтому для выяснения основного вопроса о характере влияния SN на прирост сравнивались только средние фазы с кривых $\Delta R\ (t)$ из одной местности и из одного и того же строения. Всего было использовано 95 отдельных кривых из материала Шульмана (Schulman, 1956) и 106 кривых из работы Колчина и Черных (1977), а также кривые прироста арчи, приведенные Ловелиусом (1974), средняя кривая для 100 хвойных (Ловелиус, 1972) и средняя кривая из работы Шиятова (1972) для 77 сибирских елей. По этому материалу были получены 58 значений средних **для каждой** местности фаз моментов вспышек 8 сверхновых: 185, 668, 902, 1054, 1181, 1572, 1604 и 1667 гг. Попарное сравнение фаз φ_{80} различных SN оказалось возможным произвести в 73 случаях.

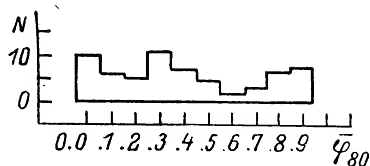


Рис. 7. Распределение величин фаз векового цикла прироста в моменты вспышек сверхновых на материале 200 кривых (Колчин, 1977; Schulman, 1956).

По оси абсцисс: $\bar{\varphi}_{80}$ — средние фазы моментов вспышек сверхновых в вековом цикле приростов, *по оси ординат* — количество фаз N, заключенных в пределах каждого деления шкалы оси абсцисс.

Оно выполнено с помощью критерия Стьюдента. Средняя для данной местности фаза $\bar{\varphi}_{80}$ каждой SN сравнивалась со всеми последующими. При этом фазы $\bar{\varphi}_{80}$ для различных SN оказались статистически существенно различны в 66 случаях из 73, в 5 случаях различия можно считать несущественными и в двух сомнительными. Если ограничиться рассмотрением лишь наиболее мощных вспышек, т. е. 1054, 1572, 1604 и 1667 гг., то и для них средние фазы векового цикла приростов преимущественно различны: 52 случая статистически значимых расхождений фазы при четырех незначимых и одном сомнительном.

Это приводит к заключению о безразличном отношении прироста к жесткой радиации SN.

О том же свидетельствует и распределение фаз $\bar{\varphi}_{80}$ по двум половинам векового цикла. Если бы SN оказывали угнетающее воздействие на прирост, то в силу искажения кривой прироста их вспышки чаще приходились бы на фазы 0.5—0.9, предшествующие вековому ослаблению прироста, или, учитывая инерцию процесса порядка 15 лет, по предположению Ловелиуса, — на фазы 0.4—0.8. Наблюдаемое распределение фаз $\bar{\varphi}_{80}$ показывает скорее небольшое преобладание их значений в первой половине периода (рис. 7).

Хотя средние фазы $\bar{\varphi}_{80}$ для отдельных местностей и различаются иногда статистически существенно, но все же для одного континента обладают определенной общностью. Это позволило вывести для каждой SN средние фазы $\bar{\bar{\varphi}}_{80}$ отдельно для североамериканского континента и для северо-западных областей европейской части СССР. Они представлены на рис. 8; там же приведены для сравнения средние фазы для арчи, для сибирских елей из Мангазеи и для средней модели из 100 хвойных, полученной Ловелиусом (1972) для различных точек Союза, включая крайние для меридионального и широтного направлений. Как видно, восемь SN охватывают весь диапазон фаз векового цикла. То же можно сказать и о четырех наиболее мощных вспышках, указанных выше. Можно отметить, что средние фазы сверхновых 1054 и 1181 гг. для американского и евроазиатского континентов сходны в пределах их статистических погрешностей, а фазы более поздних SN (1572, 1604 и 1667 гг.) различаются существенно, причем евроазиатские опережают американские на $^1/_3$ периода.

В дополнение к проделанной нами работе (Уранова, 1976б) для четырех сверхновых (1181, 1572, 1604 и 1667 гг.) была проведена аналогичная статистическая обработка фаз 11-летнего цикла приростов $\bar{\varphi}_{11}$ по всему материалу Шульмана, с той разницей, что индивидуальные фазы φ_{11} определялись более грубо, с точностью до $^1/_4$ цикла, тогда как φ_{80} опре-

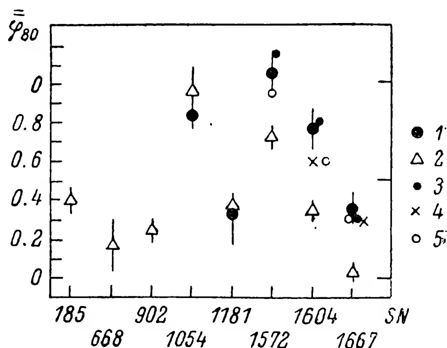


Рис. 8. Фазы моментов вспышек сверхновых в вековом цикле приростов, осредненные по территориям.

1 — Северо-Запад России, *2* — североамериканский континент, *3* — джунгарская арча, *4* — сибирская ель из Мангазеи, *5* — хвойные всей территории СССР.

По оси абсцисс в условном масштабе отложены моменты вспышек отдельных сверхновых (годы нашей эры); *по оси ординат* $\bar{\bar{\varphi}}_{80}$ — средние фазы вспышек в вековых циклах приростов, осредненные для отдельных территорий. *Вертикальные отрезки* — средние квадратические ошибки точек.

делялись с точностью 0.1. Из 14 попарных сравнений Φ_{11} различных SN 11 показали статистически существенное различие фаз, а две фазы совпали.

Проведенная статистическая обработка весьма обширного материала позволяет с уверенностью заключить, что вспышки сверхновых не оказывают на прирост древесины никакого специфического воздействия.

В заключение отметим, что вопросы связи древесного прироста с солнечно-планетным циклом все еще требуют пристального внимания, причем интерес представляет изучение биологических и географических особенностей, влияющих на эту зависимость, и физических механизмов, ее осуществляющих, и совершенствование статистических методов обработки. Хочется подчеркнуть насущную необходимость измерений длительных рядов ширины древесных колец и их публикации в оригинальном, не обработанном виде. Это сделает подобные материалы доступными и полезными работникам самых различных специальностей: биологам, физикам, геофизикам, астрономам, археологам — и пригодными для любой дальнейшей обработки.

ЛИТЕРАТУРА

Кабец Р. А. (1972). Динамика годичного прироста дуба черешчатого на восточной границе его ареала. В кн.: Дендроклиматохронология и радиоуглерод. Каунас. — Колищук В. Г. (1967). Методика исследования динамики прироста стлаников на примере горной сосны *Pinus mughus* S. Scop. Бот. ж., 52, 6. — Колчин Б. А., Н. Б. Черных. (1977). Дендрохронология Восточной Европы. — Костин С. И. (1968). Влияние 11-летних и вековых солнечных циклов на рост деревьев. Бюлл. «Солнечные данные» ГАО и Комиссии по исследованиям Солнца при Астросовете АН СССР, 4. — Кочаров Г. Е., В. А. Алексеев, Х. А. Арсланов, Т. Г. Битвинскас, А. Л. Девиртц, В. А. Дергачов, Ф. С. Завельский, Р. Я. Мецхваришвили, Е. Н. Романова, А. А. Семенцов, К. С. Шулия. (1972). Временные вариации содержания радиоуглерода в атмосфере Земли и различные астрофизические и геофизические явления. В кн.: Дендроклиматохронология и радиоуглерод. Каунас. — Ловелиус Н. В. (1972). Ритмическая изменчивость прироста хвойных на верхней границе леса в горных районах СССР. В кн.: Дендроклиматохронология и радиоуглерод. Каунас. — Ловелиус Н. В. (1974). К возможности оценки воздействия взрывов сверхновых звезд на прирост древесных пород. Бот. ж., 59, 7. — Нестеров В. Г. (1971). О прогнозировании природных процессов при освоении пустынь. В кн.: Проблемы освоения пустынь, 4. Ашхабад. — Нестеров В. Г., Т. Г. Битвинскас. (1974). К вопросу о взаимосвязи солнечной активности, климата и прироста леса. В кн.: Биологические системы в земледелии и лесоводстве. М. — Прокудина В. С. (1973). Исследование взаимосвязи внешнего динамического воздействия и солнечного цикла. Астрон. цирк. Бюро астрон. сообщ. АН СССР, 804. — Псковский Ю. П. (1974). Новые и сверхновые звезды. — Уранова Т. А. (1976а). О связи космических явлений с биоритмами Земли, I. Прирост древесины как функция циклов солнечной активности и конфигурации планет. Астрон. цирк. Бюро астрон. сообщ. АН СССР, 912. — Уранова Т. А. (1976б). О связи космических явлений с биоритмами Земли, II. К вопросу о влиянии вспышек сверхновых на прирост древесины. Астрон. цирк. Бюро астрон. сообщ. АН СССР, 913. — Шиятов С. Г. (1972). Дендрохронологическое изучение ели сибирской в низовье реки Таза. В кн.: Дендроклиматохронология и радиоуглерод. Каунас. — Эйгенсон М. С. (1963). Солнце, погода и климат. — Schove D. J. (1955). The Sunspot Cycle, 649 BC to AD 2000. J. Geophys. Res., 60, 127. — Schulman E. (1956). Dendroclimatic Changes in Semiarid America». Univ. Arisona Press Tucson.

Государственный астрономический институт им. П. К. Штернберга, Москва.

Получено 3 IV 1978.

УДК 633.2.03 (282.251.3)

К. Е. Кононов

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ЛУГОВЫХ СООБЩЕСТВ ПОЙМЫ СРЕДНЕЙ ЛЕНЫ

K. E. KONONOV. SEASONAL DYNAMICS OF MEADOW COMMUNITIES IN THE LENA RIVER MIDDLE REACHES FLOOD PLAIN

Изучение фенологического развития растений на различных типах пойменных лугов р. Лены показало, что ритмика наступления определенных фаз развития зависит в основном от биологических свойств растений, а также от сезонных и погодичных изменений основных экологических факторов.

Все травянистые растения поймы отнесены к коротковегетирующим, летне-осенне-зеленым растениям с периодом зимне-весеннего покоя. По срокам цветения среди травянистых растений поймы можно выделить ранне- и поздневесенние, ранне-, средне- и позднелетние.

Внимание исследователей всегда привлекало изучение приспосабливаемости растений и животных к своеобразному и суровому климату Якутии. О фенологии растений Центральной Якутии имеются сведения в работах Н. М. Харитонова (1915) и М. И. Губельмана (1915). Обстоятельный анализ влияния климатических условий Центральной Якутии на развитие сельскохозяйственных культур был проведен Д. И. Шашко (1961).

Наличие вечной мерзлоты и промерзание почвы до верхней ее границы в зимний период являются особым свойством якутских почв. В момент начала вегетации пойменные почвы в зависимости от рельефа оттаивают на глубину 20—30 см. К началу массового цветения большинства растений поймы почва под различными типами луга оттаивает на разную глубину: на участках остепненного луга — до 1 м, под настоящими лугами — до 70—80, под болотистыми лугами — на 40—50 см.

С 1969 г. нами проводятся фенологические наблюдения в Намском районе (60 км к северу от г. Якутска) в трех типах пойменных лугов Средней Лены. Данная статья является результатом обобщения наших наблюдений над основными компонентами этих ценозов за 1969—1974 гг.

Методика исследования и характеристика объектов

Фенологические наблюдения проводились согласно методике, описанной в статье И. Н. Бейдеман (1960). Ниже приводится краткое описание фитоценозов, где проводились наблюдения над сезонным развитием луговых трав.

Первая площадка располагалась на гриве высокой поймы, где растительность представлена видами остепненного луга (Hordeum brevisubulatum—Galium verum).[1] Общая площадь участка около 20 га. Он нерегулярно заливается паводковыми водами. В годы наблюдений этот участок заливался в 1969 и в 1971 гг.

Вторая площадка была заложена на участке среднего уровня центральной поймы. Площадь его около 40 га. Растительность — характерная для настоящего луга (Hordeum brevisubulatum). Этот участок ежегодно заливается паводковыми водами, которые держатся в течение 10—15 дней.

Третья площадка находилась на плоской ложбине нижнего уровня центральной поймы. Растительность — типичная для болотистого луга (Calamagrostis langsdorffii—Sanguisorba officinalis). Участок каждый год затопляется при половодье, находится под водой не менее 1 месяца. После спада воды почва остается переувлажненной.

---

[1] Подробная геоботаническая характеристика указанных сообществ приводится в статье Е. И. Бурцевой и др. (1976).

Учетные площадки размером 10×10 м по возможности располагались в наиболее выраженных и типичных частях фитоценозов. Каждая площадка разбивалась на пять более мелких площадок размером 2×5 м. Таким образом, наблюдения проводились в пятикратной повторности. Началом фазы считался день, когда на участке данная фаза отмечалась не менее чем у 10% особей вида, а массовое наступление фазы — день, когда она отмечалась не менее чем у 50% особей. Процент берется от средней величины пятикратного подсчета вступивших в данную фазу особей. Наблюдения проводились через 2—3 дня в утренние часы. Для измерения высоты растений отмечались колышками пять особей каждого вида, которые измерялись каждые пять дней. В литературе (Борисова, 1972) имеется указание, что следует различать «высоту растений» и «длину побегов». Эти понятия не всегда совпадают. Например, у растений, имеющих приподнимающиеся или ползучие побеги, высота может быть незначительной, а побеги длинными. Нами измерялась длина побегов. При этом у розеточных и полурозеточных трав, когда они находились в вегетативном состоянии, измеряли длину листьев.

Фенологические спектры построены методом полос, при этом ширина полос соответствует доле проективного покрытия вида в сообществе. Следуя А. П. Шенникову (1928), мы соединили прямыми наклонными линиями точки начала и конца фенофаз, чтобы показать неодновременность вступления в ту или иную фазу разных особей. Феноспектры разных видов расположены по очередности наступления фенофаз, т. е. полосы, соответствующие раноцветущим растениям, располагаются вверху, а поздноцветущим — внизу.

Для обработки количественных данных о высоте растений использовался однофакторный дисперсионный анализ (Плохинский, 1970). Расчеты выполнены на ЭВМ «НАИРИ-К» в ВЦ Института биологии Башкирского филиала АН СССР.

Результаты и их обсуждение

Остепненный луг. Остепненные луга характеризуются богатством и разнообразием видового состава. На рис. 1 приведен феноспектр луга Hordeum brevisubulatum — Galium verum, на рис. 2 — кривая цветения растений остепненного луга, которая позволяет видеть, что на остепненном лугу срок максимального количества цветущих видов в 1970—1972 гг. падает на 5 VII, в 1973 г. — на 15 VI, в 1969 г. — на 25 VII. Весьма поздний срок наступления максимума цветения в 1969 г., видимо, объясняется необычно низкой температурой воздуха в июле. Среднесуточная температура отдельных декад этого месяца составляет всего 13°. На основе данных о феноритмике этих лугов, полученных нами, мы объединили все виды остепненного луга в пять групп:

1) ранневесенние (цветут с момента схода снега до 20—25 V): *Pulsatilla flavescens*, *Carex duriuscula*;

2) поздневесенние (цветут с последней декады мая до 1—5 июня): *Primula farinosa*;

3) раннелетние (цветут с 5 по 20 VI): *Potentilla stipularis*, *Myosotis suaveolens*, *Kobresia filifolia*, *Anemone sylvestris*, *Oxytropis strobilacea*, *Plantago canescens*;

4) среднелетние (цветение с конца июня до 10 VII): *Bromus ircutensis*, *Rumex thyrsiflorus*, *Poa pratensis*, *Lychnis sibirica*, *Pedicularis venusta*, *Galium verum*, *Hordeum brevisubulatum*, *Vicia cracca*, *Onobrychis sibirica*;

5) позднелетние (с 10 VII до середины августа): *Dianthus versicolor*, *Antennaria dioica*, *Silene repens*, *Campanula glomerata*.

Помимо биологических особенностей вида, на разногодичное колебание сроков цветения оказывают влияние погодные условия конкретного года и режим паводков р. Лены. На остепненном лугу наибольшие интервалы между самым ранним и самым поздним сроком цветения наблю-

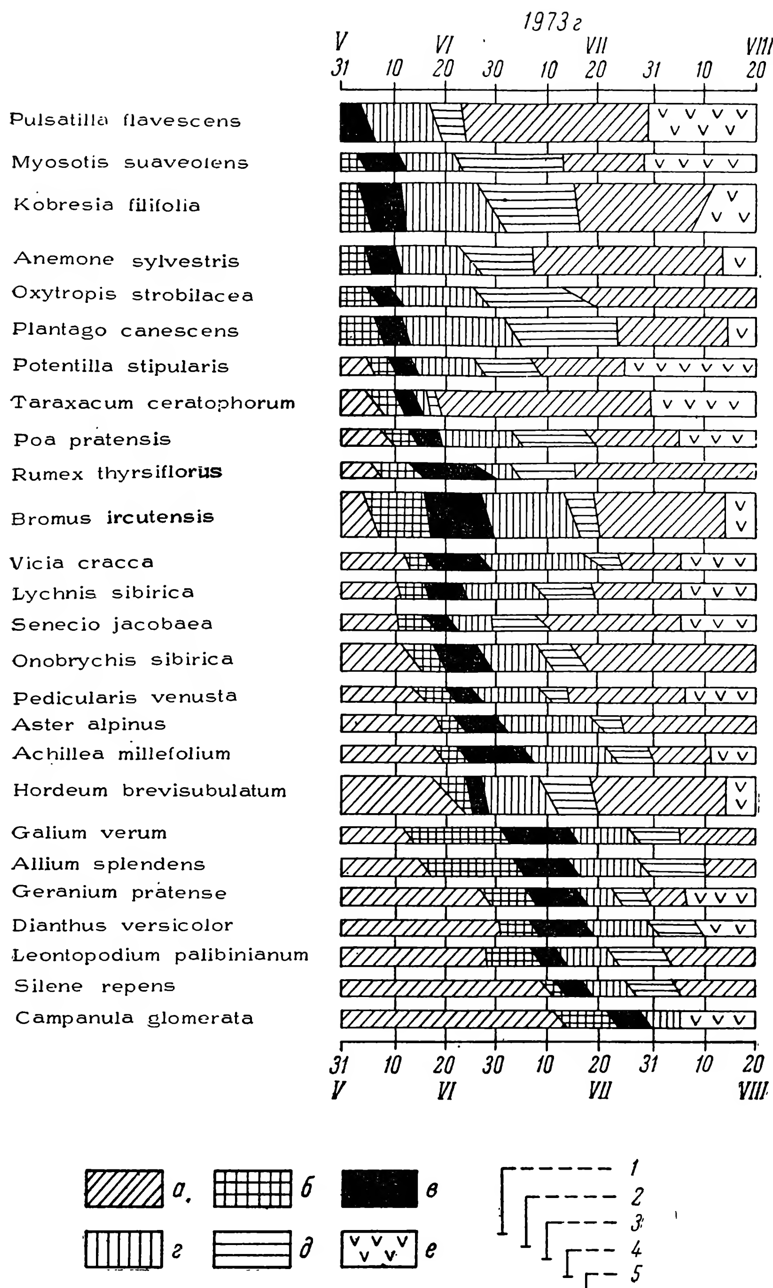


Рис. 1. Феноспектр растений остепненного луга (асс. Hordeum brevisubulatum—Galium verum).

а — вегетация, *б* — бутонизация, *в* — цветение, *г* — созревание плодов и семян, *д* — осыпание плодов и семян, *е* — отмирание. Масштаб ширины полос, показывающих проективное покрытие (%): *1* — свыше 50, *2* — 25—50, *3* — 16—25, *4* — 6—15, *5* — до 5.

даются у раннелетних групп растений. Это связано с неустойчивостью водного режима лугов в начале вегетационного сезона.

Представляются интересными данные табл. 1 об изменениях максимальной высоты растений в разные годы. Этот показатель тесно коррелирует с колебаниями массы вида в цикле разногодичной изменчивости. Исходной информацией служили средние величины высот пяти особей вида на трех площадках. Общая сила влияния фактора разногодичной изменчивости высот была выражена квадратом корреляционного отношения, т. е. долей факториальной дисперсии из однофакторного комплекса

ТАБЛИЦА 1

Изменение максимальной высоты растений остепненного луга в цикле разногодичной изменчивости ($F_{0.95}$=5.8)

Виды	η^2	F	Средняя высота растений, см					
			1969	1970	1971	1972	1973	1974
Pulsatilla flavescens	0.74	14.06	35.8	16.8	31.0	27.8	24.1	20.9
Plantago canescens	0.65	9.46	—	17.9	30.9	20.1	14.4	28.9
Galium verum	0.48	4.65	—	31.2	48.3	33.9	40.3	59.8
Myosotis suaveolens	0.84	28.90	—	—	28.0	12.6	10.3	19.0
Potentilla stipularis	0.73	15.10	—	—	23.3	12.0	12.6	15.8
Oxytropis strobilacea	0.74	14.67	—	15.3	28.3	11.8	19.4	10.8
Rumex thyrsiflorus	0.54	6.02	—	40.9	57.5	52.5	20.3	72.0
Onobrychis sibirica	0.85	27.88	27.0	32.6	80.9	41.4	45.8	61.1
Kobresia filifolia	0.75	14.80	35.2	19.1	31.9	25.1	15.1	23.3
Bromus ircutensis	0.69	10.77	78.2	22.7	55.3	46.8	40.6	70.0
Vicia cracca	0.34	2.78	—	—	34.6	22.6	22.0	21.4
Poa pratensis	0.42	3.99	—	—	45.9	36.3	32.1	37.4
Campanula glomerata	0.86	34.50	—	—	46.1	38.8	14.6	35.8
Pedicularis venusta	0.91	48.10	40.7	13.5	34.5	17.5	11.6	18.4
Hordeum brevisubulatum	0.63	8.62	—	23.6	64.8	52.4	44.7	62.1
Poa subfastigiata	0.68	11.06	—	33.4	57.3	43.2	18.8	35.9
Achillea millefolium	0.13	0.79	—	—	22.9	19.1	14.3	17.0

с градациями-годами. Нетрудно видеть, что сила влияния этого фактора существенно различна для разных видов, при этом для видов широкого экологического диапазона, которые можно рассматривать как наиболее пластичные элементы, сила влияния фактора — ниже порогового значения (*Galium verum*, *Vicia cracca*, *Poa pratensis*, *Achillea millefolium*), а для видов более специфической экологии сила влияния различий погодных условий оказывается достоверной. В особенности сильно влияли условия года на среднюю высоту таких видов, как *Oxytropis strobilacea*, *Onobrychis sibirica*, *Kobresia filifolia*, *Bromus ircutensis*.

В целом у 75% всех проанализированных видов сообщества остепненного луга погодные условия достоверно влияли на их высоту.

Настоящий луг. Вегетация растений на настоящем лугу начинается значительно позже, чем на остепненном лугу. С одной стороны, это связано с температурными условиями почв под этими лугами. Оттаивание почвы на высоких гривах происходит быстрее, чем на ровных или слегка вогнутых формах рельефа, что обусловлено рядом факторов: легким механическим составом и низкой влажностью почвы. При этом затрат тепла на оттаивание льда в почве требуется в несколько раз больше на настоящем лугу, где механический состав почвы значительно тяжелее и почва хорошо увлажнена (Кононов, 1971). С другой стороны, поздняя вегетация растений на настоящем лугу объясняется также приспособленностью растений к продолжительному заливанию, ибо здесь происходит подбор видов, выдерживающих затопление.

На рис. 3 приводится феноспектр ассоциации Hordeum

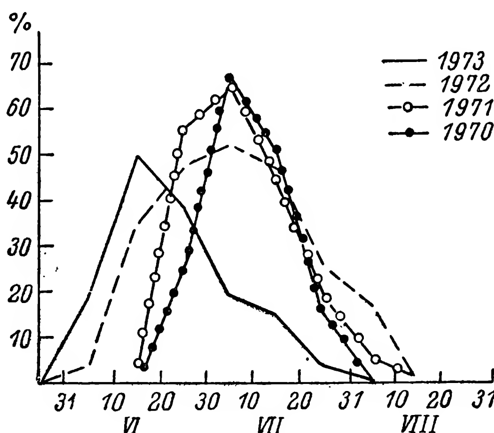


Рис. 2. Кривые цветения растений остепненного луга.

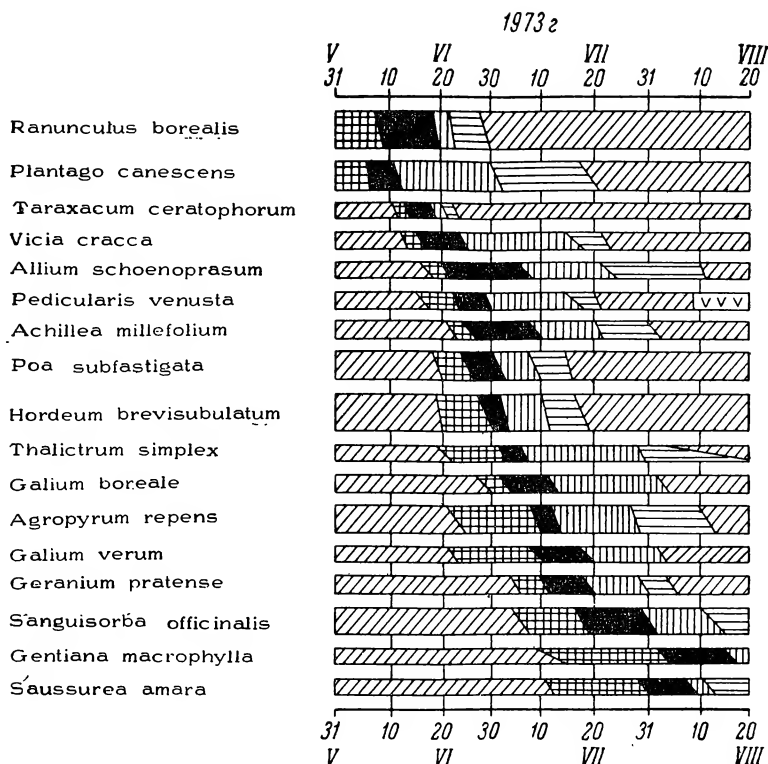


Рис. 3. Феноспектр растений **настоящего** луга (асс. Hordeum brevisubulatum).

brevisubulatum, а на рис. 4 — кривые цветения растений настоящего луга.

На настоящем лугу срок максимального числа цветущих растений в 1969, 1970 и 1972 гг. наступил 15 VII, а в 1971 и 1973 гг. — 5 VII. Здесь выделены две фенологические группы видов:

1) среднелетние — *Allium schoenoprasum*, *Pedicularis labradorica*, *Hordeum brevisubulatum*, *Thalictrum simplex*, *Galium boreale*, *G. verum*, *Geranium pratense*, *Sanguisorba officinalis*, *Agropyrum repens*, *Vicia cracca*;

2) позднелетние — *Gentiana macrophylla*, *Saussurea amara*.

На настоящем лугу амплитуда разногодичного колебания сроков цветения значительно меньше, чем на остепненном. Это объясняется в основном устойчивостью водного режима почв под настоящими лугами. Здесь рост и развитие растений почти не зависят от количества атмосферных осадков. На фоне достаточного обеспечения растений влагой выраженность экотопических разногодичных флюктуаций (Работнов, 1957, 1974) значительно меньше.

Подобно тому как мы рассмотрели влияние погодных условий на максимальную высоту растений сообщества остепненного луга, мы располагаем аналогичными данными и для основных компонентов настоящего

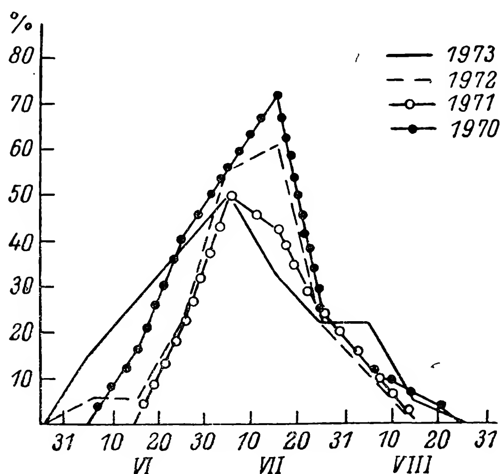


Рис. 4. Кривые цветения растений настоящего луга.

ТАБЛИЦА 2

Изменение максимальной высоты растений настоящего луга в цикле разногодичной изменчивости ($F_{0.95}=5.8$)

Виды	η^2	F	Средняя высота растений, см					
			1969	1970	1971	1972	1973	1974
Sanguisorba officinalis	0.74	13.60	61.0	15.9	40.9	43.5	21.0	69.0
Thalictrum simplex	0.59	7.27	—	24.7	46.7	40.9	30.4	53.6
Allium schoenoprasum	0.56	6.41	—	24.2	31.8	28.6	19.2	25.0
Plantago media	0.64	8.89	27.7	22.8	29.7	20.6	17.9	16.7
Galium verum	0.33	2.49	—	27.8	45.9	35.9	31.3	37.3
Achillea millefolium	0.16	1.08	—	—	16.9	16.1	13.0	13.2
Gentiana barbata	0.68	11.02	—	25.8	19.6	17.9	11.5	18.0
Taraxacum ceratophorum	0.30	2.38	—	—	23.8	14.7	14.4	19.2
Geranium pratense	0.48	4.74	—	18.4	27.7	23.7	14.3	30.8
Rumex thyrsiflorus	0.50	5.52	—	—	55.8	30.7	8.7	57.8
Vicia cracca	0.66	10.85	—	—	36.4	31.8	20.4	31.6
Agropyrum repens	0.62	8.40	—	52.1	88.1	65.5	38.4	54.1
Hordeum brevisubulatum	0.83	23.44	94.6	36.7	76.3	64.3	34.00	47.3
Saussurea amara	0.58	7.14	—	15.9	26.2	22.5	11.3	18.4
Galium boreale	0.58	7.60	—	—	27.4	27.6	16.4	27.6
Pedicularis labradorica	0.61	7.86	—	23.1	30.3	28.3	14.1	14.9
Poa subfastigiata	0.62	8.48	—	45.1	66.1	42.1	44.7	49.6
Aster alpinus	0.59	7.70	—	—	29.5	13.6	15.0	20.9
Dianthus versicolor	0.37	3.18	—	—	34.2	30.7	27.8	23.8
Silene repens	0.60	8.25	—	—	44.0	32.1	25.5	27.1

Примечание. Все названия растений даны по «Определителю высших растений Якутии» (Новосибирск, 1974).

луга (табл. 2). Недостоверным для этого сообщества влияние погодных условий отмечено у *Galium verum*, *Achillea millefolium*, *Geranium pratense*, *Rumex thyrsiflorus*, *Taraxacum ceratophorum*. Два вида из числа общих для остепненного и настоящего луга (*Galium verum* и *Achillea millefolium*) вели себя сходно. *Vicia cracca* в условиях остепненного луга был индифферентен к погодным условиям, здесь же достоверно менял свою максимальную высоту. В целом число устойчивых (по высоте) видов для настоящего луга несколько выше, чем для остепненного, и составляет 29%.

Болотистый луг. Болотистые луга распространены в пойме на логах вокруг старичных озер и на низких участках, где продолжительное время застаивается вода.

Условия существования растений на переувлажненных почвах исключительно трудные. Особенно ярко здесь проявляется влияние многолетней мерзлоты. Почва под болотистыми лугами, как было указано выше, оттаивает на незначительную глубину. В начале июля глубина оттаивания составляет всего 30—40 см. Почти все количество тепла, получаемого землей, идет на оттаивание льда в этих почвах. Таким образом, к неблагоприятным условиям застойного увлажнения на болотистых лугах еще прибавляется низкая температура почвы. Вследствие влияния этих тяжелых условий существования болотистый луг характеризуется бедным флористическим составом. В видовом составе луга преобладают крупные и дернистые осоки. Из злаков характерны: *Calamagrostis langsdorffii*, *Alopecurus arundinaceus*, *Beckmannia syzigachne*, *Poa palustris*.

Прохождение различных фенофаз растений болотистого луга можно видеть на рис. 5; кривые цветения растений этого луга приведены на рис. 6.

Сроки цветения растений болотистого луга тоже подвержены большим разногодичным колебаниям. Интервал между самым ранним и самым поздним сроком цветения у *Achillea cartilaginea* составляет 48 дней, у *Calamagrostis langsdorffii* — 32 дня. Вместе с тем имеются виды, у которых разногодичное колебание сроков цветения незначительное. Например, у *Alopecurus arundinaceus* — 5 дней, у *Poa palustris* — 9.

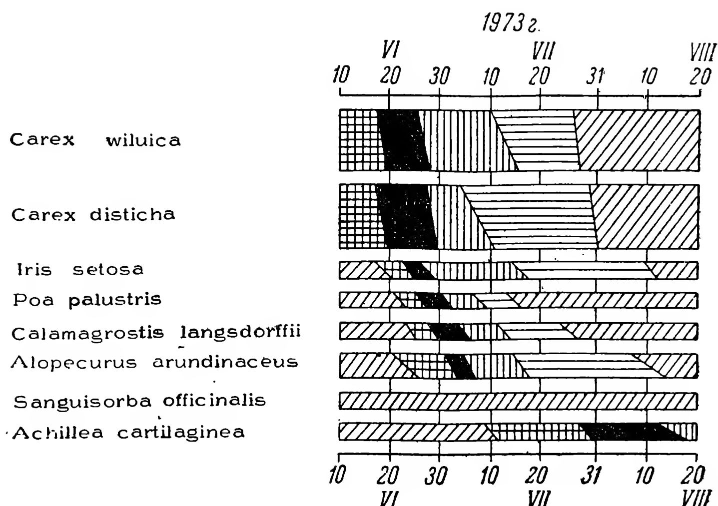


Рис. 5. Феноспектр растений болотистого луга (асс. Calamagrostis langsdorffii—Sanguisorba officinalis).

Обозначения те же, что и на рис. 1.

Большинство растений болотистого луга — гигрофиты, поэтому частичное избыточное увлажнение для них — нормальные условия существования. Основным фактором фенологического развития растений на этом типе луга является режим затопления при половодье. Продолжительное затопление задерживает рост и развитие растений.

На болотистом лугу можно выделить по времени цветения две группы растений: среднелетние и позднелетние. К среднелетним относятся *Carex disticha*, *C. wiluica*, *Alopecurus arundinaceus*, к позднелетним — *Achillea cartilaginea*, *Sanguisorba officinalis*.

Изменение максимальной высоты видов болотистого луга зависит от погодных условий в меньшей степени, чем для остепненного и настоящего лугов. Как можно видеть из данных табл. 3, только 55% видов достоверно меняли максимальную высоту в ходе разногодичной динамики. В особенности резкие колебания максимальной высоты отмечены у *Caltha palustris* и *Poa palustris*.

ТАБЛИЦА 3

Изменение максимальной высоты растений болотистого луга в цикле разногодичной изменчивости ($F_{0.95}$=5.8)

Виды	η^2	F	Средняя высота растений, см					
			1969	1970	1971	1972	1973	1974
Alopecurus arundinaceus	0.42	3.52	86.0	60.4	95.5	102.0	77.5	105.5
Caltha palustris	0.81	21.06	35.0	19.1	15.5	19.0	19.8	21.5
Carex disticha	0.65	9.14	68.2	55.1	62.7	75.5	60.0	71.5
Achillea cartilaginea	0.75	14.99	57.8	33.4	31.7	46.9	33.6	42.00
Sanguisorba officinalis	0.56	6.46	—	30.9	42.7	47.6	35.9	69.1
Carex wiluica	0.47	4.52	—	59.9	46.1	44.4	39.3	47.8
Equisetum arvense	0.16	1.01	—	32.1	29.5	36.4	36.3	32.1
Iris setosa	0.13	0.84	—	—	41.9	46.7	42.8	42.8
Poa palustris	0.95	12.76	—	—	47.2	44.4	47.6	22.2

Заключение

Если сравнить сроки наступления максимального числа цветущих видов на остепненном и настоящем лугах, то можно видеть, что на настоящем лугу они более поздние, чем на остепненном. Так, разница сроков

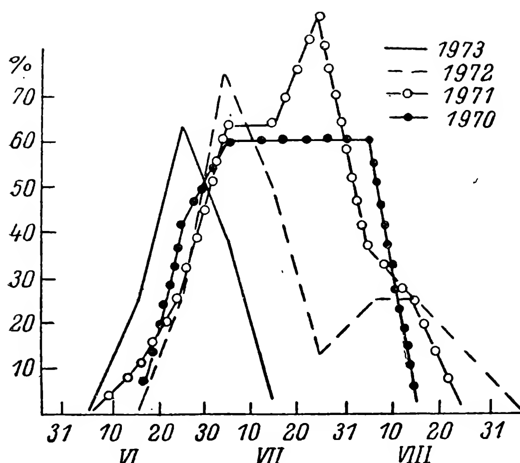


Рис. 6. Кривые цветения растений болотистого луга.

в 1972 г. составила 10, в 1973 г. — 20 дней. Можно полагать, что разница в сроках наступления максимального количества цветущих растений на различных типах лугов объясняется как биологическими особенностями слагающих данные сообщества видов, так и ежегодными колебаниями погодных условий и режима паводков р. Лены.

Нами было проведено параллельное фенологическое наблюдение над *Hordeum brevisubulatum* на остепненном и настоящем лугах. Остепненный луг для ячменя является границей эколого-фитоценотического ареала. Наступление тех или иных фаз развития ячменя зависело от затопления остепненных лугов или от количества выпадающих осадков. Так, в 1970 г. цветение ячменя на остепненном лугу началось на 9 дней позже, чем на настоящем. В этот год остепненный луг не заливался паводковой водой. В 1971 г. в результате образования затора на р. Лене заливались почти все участки поймы, включая и высокие гривы. В результате этого цветение ячменя на остепненном лугу началось 28 июня, в то время как на настоящем лугу — только 7 июля.

Параллельные фенологические наблюдения мы проводили и над *Sanguisorba officinalis* на настоящем и болотистом лугах. При этом развитие кровохлебки на болотистом луге запаздывает на 15—30 дней по сравнению с развитием этого вида на настоящем лугу. Так, на болотистом лугу цветение кровохлебки началось в 1970 г. 18 VII, в 1971 и 1972 гг. — 26 VII, на настоящем лугу в 1970 г. — 5 VII, в 1971 г. — 4 VII, в 1972 г. — 27 VI. Как правило, кровохлебка на болотистом лугу имеет угнетенный вид.

Рассмотрев характеристики ценологической ритмики отдельно для каждого участка, попытаемся сопоставить полученные данные и выявить некоторые общие закономерности.

Несмотря на то что между различными типами пойменных лугов существуют переходы, в оптимальных условиях развития каждый тип луга характеризуется своим определенным видовым составом. Это доказывается и ритмикой сезонного развития луговых трав. Сроки максимума цветущих растений на остепненном лугу, как правило, наступают раньше, чем на настоящем и болотистом лугах. Ритм сезонного развития растений на остепненном лугу больше зависит от влияния погодных условий, чем от паводков р. Лены. В то же время развитие луговых трав на настоящем и болотистом лугах больше всего зависит от режима половодья.

Наши наблюдения над сезонным развитием луговых трав р. Лены позволяют, согласно подразделению И. В. Борисовой (1972), отнести все травянистые растения поймы к коротковегетирующим, летне-осеннезеленым растениям с периодом зимне-весеннего покоя. По срокам цветения

среди травянистых растений поймы можно выделить ранне- и поздневесенние, ранне-, средне- и позднелетние.

ЛИТЕРАТУРА

Б е й д е м а н И. Н. (1960). Изучение фенологии растений. В кн.: Полевая геоботаника, 2. М.—Л. — Б о р и с о в а И. В. (1972). Сезонная динамика растительных сообществ. В кн.: Полевая геоботаника, 4. Л. — Б у р ц е в а Е. И., П. А. Г о г о л е в а, К. Е. К о н о н о в, Б. М. М и р к и н, С. И. М и р о н о в. (1976). Опыт обработки описаний травяной растительности Средней Лены с использованием сводных списков по методике Элленберга (модификация Б. М. Миркина). В кн.: Теоретические и методические вопросы изучения лугов Центральной Якутии. Якутск. — Г у б е л ь м а н М. И. (1915). Фенология Якутской области. Изв. ЯО ИРГО, 1. — К о н о н о в К. Е. (1971). Пойменные луга Средней Лены. — П л о х и н с к и й Н. А. (1970). Биометрия. — Р а б о т н о в Т. А. (1957). Основные виды изменчивости луговой растительности. Бюлл. МОИП, 62, 5. — Р а б о т н о в Т. А. (1974). Луговедение. — Х а р и т о н о в Н. М. (1915). Фенологические наблюдения Якутской области за 1904—1905 гг. Изв. ЯО ИРГО, 1. — Ш а ш к о Д. И. (1961). Климатические условия земледелия Центральной Якутии. — Ш е н н и к о в А. П. (1928). Фенологические спектры растительных сообществ. Тр. Вологодской сельскохоз. опытной станции, 2. Вологда.

Якутский государственный университет. Получено 14 V 1976.

УДК 58.035 : 581.84

Е. Н. Кутас

ВЛИЯНИЕ ИНТЕНСИВНОСТИ ОСВЕЩЕНИЯ НА АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ЛИСТЬЕВ НЕКОТОРЫХ ОРАНЖЕРЕЙНЫХ РАСТЕНИЙ

E. N. KUTAS. THE EFFECT OF ILLUMINATION INTENSITY ON THE ANATOMICAL STRUCTURE OF LEAVES OF SOME GREENHOUSE PLANTS

Изучалось влияние освещения на анатомическое строение листьев 10 видов оранжерейных растений.

Выяснено, что при изменении условий светового режима у растений происходят изменения в структуре листа. Общая для всех видов растений реакция на увеличение интенсивности освещения заключалась в увеличении толщины пластинки листа, коэффициента палисадности, длины клеток столбчатой паренхимы, количества устьиц на 1 мм^2 поверхности листа, а при уменьшении интенсивности освещения — в уменьшении величины этих показателей.

При этом следует отметить, что изменение интенсивности освещения не приводит к появлению новых признаков структуры листа (основной план строения листа остается прежним), а только усиливает или ослабляет существующие.

Свет является одним из ведущих экологических факторов, оказывающих влияние на рост и развитие растений. Нам приходилось неоднократно наблюдать, что растения в условиях помещений достигают наибольших размеров и лучше всего развиваются при оптимальном освещении. В случаях как недостаточного освещения, так и избыточного (прямые солнечные лучи) даже при прочих оптимальных условиях (влажность, температура, питание) у растений нарушаются нормальный рост и развитие, что проявляется в изменении толщины листовой пластинки, длины междоузлий.

Поэтому вопрос об отношении растений к свету является одним из основных, возникающих при размещении растений в интерьерах.

Приспособление растений к свету связано с изменением анатомической структуры листьев. Зависимость структуры листа от условий освещения была объектом многочисленных исследований. Еще Шталь (Stahl, 1880, 1883) установил различия в структуре листьев, выросших на освещенных и затененных частях кроны одного и того же дерева. Затем эти различия

подтвердились многочисленными работами целого ряда исследователей (Johow, 1884; Dufour, 1886, 1887; Simon, 1891; Nordhausen, 1903, и др.).

Анатомическая структура листа является одним из диагностических показателей, по которому можно судить о реакции растения на изменение интенсивности освещения. В связи с этим нам казалось целесообразным при изучении отношения растений к различным световым условиям интерьеров воспользоваться этим показателем.

Методика и объекты исследования

В качестве объектов исследования были взяты 10 видов оранжерейных растений:[1] *Macleania angulata* Hook., *Ochna multiflora* DC., *Griselinia littoralis* Roaul., *Pittosporum crassifolium* Soland., *Brunfelsia macrophylla* Benth., *Chloranthus spicatus* (Thunb.) Makino, *Ligustrum ovalifolium* Hassk., *Syzygium paniculatum* Gaertn., *Leucothoe axillaris* (Lam.) D. Don, *Metrosideros excelsa* Soland. ex Gaertn.

ТАБЛИЦА 1

Эколого-географическая характеристика опытных растений *

Растения	Жизненная форма	Область распространения	Принадлежность к экотипу
Macleania angulata	Кустарник	Перу (субтропики)	Светолюбивое
Brunfelsia macrophylla	То же	Бразилия (тропики)	Теневыносливое
Pittosporum crassifolium	» »	Новая Зеландия (субтропики)	То же
Leucothoe axillaris	» »	Ю-В США (субтропики)	» »
Chloranthus spicatus	» »	Ю-В Азия (тропики)	» »
Ligustrum ovalifolium	» »	Япония, Китай (субтропики)	Светолюбивое
Ochna multiflora	» »	Южная Африка (субтропики)	То же
Griselinia littoralis	Дерево	Новая Зеландия (субтропики)	» »
Metrosideros excelsa	То же	То же	» »
Syzygium paniculatum	» »	Ю-В Австралия (субтропики)	» »

* Эколого-географическая принадлежность растений определена по «Флорам», содержащим сведения о местах их произрастания.

До опыта растения находились в оранжерее, где нормально росли и развивались. Затем в возрасте двух лет в вегетативной фазе развития были перенесены в рабочие помещения института и размещены на подоконниках в трех экспозициях: северной, западной и южной — с целью обеспечения разницы в интенсивности освещения.

Контролем служило такое же число растений, оставленных в оранжерее.

В условиях помещений растения находились при естественной длине дня и интенсивности освещения. В Ленинграде погода неустойчивая. Осенью и зимой преобладают пасмурные дни с низкой интенсивностью освещения. В это время у растений период относительного покоя. Весной и летом, когда наступает период вегетации, характерна переменная облачность с относительно высокой интенсивностью освещения. Для сравнения величины освещения по экспозициям проводили ее измерения с помощью люксметра Ю-16. В табл. 2 приведена средняя интенсивность освещения в полуденные часы для весны и лета.

Уход за растениями заключался в регулярном поливе по мере просыхания верхнего слоя земли в горшках.

---

[1] Растения для опыта отобраны по эколого-географическому принципу (табл. 1) и выращены из черенков.

ТАБЛ

Количественные показатели анатомического строения листьев

Растения	Оранжерея (контроль), освещенность 5000 лк						Южная	
	толщина листа, мкм	коэффициент палисадности	соотношение длина/ширина клеток столбчатой ткани	толщина эпидермы, мкм	число устьиц на 1 мм²	размер устьиц: длина × ширина, мкм	толщина листа, мкм	коэффициент палисадности
Macleania angulata	480±15	0.40	3 : 1	39±2	540±20	22×15	570±20	0.50
Ochna multiflora	129±6	0.83	3 : 1	25±2	182±10	30×16	152±7	1.20
Leucothoe axillaris	255±14	0.76	2 : 1	24±1	400±19	26×18	360±19	0.86
Griselinia littoralis	435±16	0.40	2.1 : 1	57±3	210±11	29×18	492±12	0.50
Pittosporum crassifolium	347±12	0.33	1.5 : 1	40±2	365±15	23×17	396±10	0.50
Syzygium paniculatum	263±10	0.33	2.5 : 1	15±1	524±25	18×10	288±10	0.66
Brunfelsia macrophylla	459±19	0.50	2.5 : 1	57±4	249±15	32×25	545±20	0.68
Chloranthus spicatus	236±11	—	—	16±1	223±12	45×38	273±10	—
Metrosideros excelsa	409±16	—	6 : 1	54±3	619±27	17×13	454±18	—
Ligustrum ovalifolium	216±9	0.50	3.6 : 1	24±2	329±21	17×15	305±12	1.60

Изучение анатомического строения листьев было проведено спустя год со времени расстановки растений по экспозициям. Это обусловлено тем, что в литературе существуют разноречивые мнения о световой детерминации структуры листа. Так, работы М. Нордхаузена (Nordhausen, 1903) и И. Г. Серебрякова (1946) показали, что структура листа индуцируется в период его внутрипочечного развития и зависит от условий, в которых закладывалась и формировалась почка. Другие же авторы (Stahl, 1880, и др.) склонны считать, что свет оказывает влияние на анатомическое строение листа непосредственно во время выхода его из почки. В нашем опыте для анатомического исследования использовались листья, выросшие из почек, заложившихся в условиях различной интенсивности света. Из годичных побегов, обращенных к свету, были взяты средние листья в количестве 10 для каждого вида, закончившие свой рост. Материал фиксировали 70%-м спиртом. Срезы были сделаны в основном от руки бритвой, часть срезов была сделана на микротоме. Толщина среза равна 20—25 мкм.

Измерения тканей, клеток, а также подсчеты устьиц на 1 мм² площади листа были выполнены с помощью окуляр-микрометра по методике З. П. Паушевой (1974), при увеличении окуляра ×15 и объектива ×10 на микроскопе АУ-12. Микросъемка сделана на микроскопе «Ergaval» при увеличении окуляра ×4 и объектива ×10.

Статистическую обработку материала производили по методике, разработанной П. Ф. Рокицким (1973). Достоверность различий по экспозициям оценивали при помощи критерия Стьюдента. Различия считались достоверными, если уровень значимости не превышал 5%.

Данные, полученные при обработке материала, сведены в табл. 2.[2] Цифры в таблице являются средними из 30 измерений для каждого вида.

Результаты и их обсуждение

В условиях наших опытов растения получали оптимальное количество воды во всех трех экспозициях. Это дает основание считать, что изменения, происшедшие в структуре листьев опытных растений, вызваны действием света различной интенсивности и не связаны с режимом увлажнения.

Изменения анатомического строения листа в зависимости от условий освещения проследим через изменение каждого структурного элемента в отдельности (табл. 2).

[2] В таблице отсутствуют показатели по строению листьев у растений западной экспозиции, потому что световые условия западной экспозиции и контроля были сходны; почти одинаковым оказалось и строение листьев.

ИЦА 2

растений в зависимости от интенсивности освещения

экспозиция, освещенность 10 000 лк				Северная экспозиция, освещенность 400 лк					
соотношение длина/ширина клеток столбчатой ткани	толщина эпидермы, мкм	число устьиц на 1 мм²	размер устьиц: длина × ширина, мкм	толщина листа, мкм	коэффициент палисадности	соотношение длина/ширина клеток столбчатой ткани	толщина эпидермы, мкм	число устьиц на 1 мм²	размер устьиц: длина × ширина, мкм
5 : 1	48±3	1000±35	20×14	341±17	0.25	2 : 1	26±2	240±13	25×20
3.5 : 1	29±2	251±14	28×14	102±5	0.45	2 : 1	15±1	132±12	33×19
2.3 : 1	27±2	250±21	24×17	164±12	0.20	1.3 : 1	8±1	260±13	28×20
2.2 : 1	63±3	248±10	25×17	377±10	0.24	2.1 : 1	40±2	190±12	35×16
1.6 : 1	44±1	411±19	20×18	325±11	0.30	1 : 1.2	35±1	342±16	20×19
3.2 : 1	17±1	715±30	17×13	227±10	0.30	1.8 : 1	8±1	308±20	19×13
2.8 : 1	60±4	280±17	30×26	285±15	0.33	1.5 : 1	51±3	120±9	36×22
—	19±1	352±18	41×31	207±9	—	—	12±1	125±10	50×38
6.8 : 1	67±4	721±29	16×18	201±10	—	1.3 : 1	40±3	415±24	18×14
4.1 : 1	28±2	547±23	15×13	198±10	0.40	1.8 : 1	21±1	217±20	23×17

Толщина листовой пластинки. Из данных табл. 2 видно, что у *Macleania angulata* при увеличении интенсивности света толщина листовой пластинки увеличивается с 480 (контроль) до 570 (южная экспозиция) мкм, а при уменьшении интенсивности света уменьшается с 480 до 341 мкм (северная экспозиция). У *Ochna multiflora* листовая пластинка утолщается при увеличении интенсивности света со 129 (контроль) до 152 (южная экспозиция) мкм и становится тоньше с уменьшением освещения со 129 (контроль) до 102 (северная экспозиция) мкм. Аналогичная картина наблюдается в изменении толщины пластинки листа по экспозициям у последующих 8 видов растений.

Следовательно, у всех 10 видов, как светолюбивых, так и теневыносливых, при увеличении интенсивности освещения от 5000 до 10 000 лк увеличивается толщина листа, а при уменьшении света от 5000 до 400 — уменьшается. Эти данные согласуются с результатами, полученными многими авторами для других видов растений в условиях естественного произрастания (Cormack, 1955; Anderson, 1955; Орленко, 1956). При этом интересно отметить, что степень изменения данного показателя для каждого вида растения разная. В большей степени, чем у других видов, изменилась толщина листовой пластинки у теневыносливого *Leucothoe axillaris* (почти в 1.5 раза), теневыносливой *Brunfelsia macrophylla* и светолюбивого *Metrosideros excelsa* (почти в 2 раза). Почти у всех видов, за исключением *Leucothoe axillaris*, изменение толщины листовой пластинки произошло в результате изменения длины клеток столбчатой паренхимы, а у *L. axillaris* — изменения числа слоев столбчатой паренхимы (контроль — 3 слоя, северная экспозиция — 1 слой) (рис. 1).

Отношение толщины столбчатой паренхимы к губчатой или коэффициент палисадности. При увеличении освещения коэффициент палисадности увеличивается, а при уменьшении интенсивности освещения уменьшается у следующих видов растений: *Macleania angulata*, *Ochna multiflora*, *Leucothoe axillaris*, *Griselinia littoralis*, *Pittosporum crassifolium*, *Syzygium paniculatum*, *Brunfelsia macrophylla*, *Ligustrum ovalifolium*.

Для *Chloranthus spicatus* (теневыносливое) и *Metrosideros excelsa* (светолюбивое) характерна гомогенная структура листа во всех трех экспозициях. У первого вида мезофилл листа состоит из клеток губчатой паренхимы, у второго — из клеток палисадной паренхимы.

У *Pittosporum crassifolium* (теневыносливое), *Syzygium paniculatum* (светолюбивое), *Ligustrum ovalifolium* (светолюбивое) коэффициент палисадности изменился очень незначительно при уменьшении освещения. Для *Pittosporum* контроль — 0.35, северная экспозиция — 0.30; аналогич-

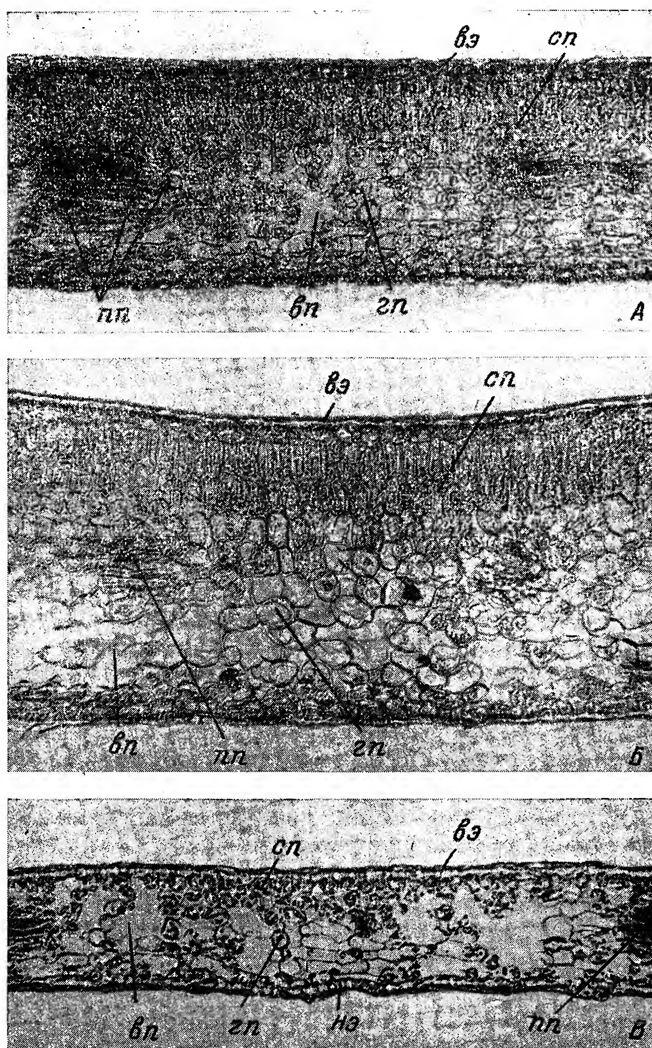


Рис. 1. Поперечный срез листа *Leucothoe axillaris* (Lam.) D. Don.

А — контроль, *Б* — южная экспозиция, *В* — северная экспозиция, *вэ* — верхняя эпидерма, *нэ* — нижняя эпидерма, *сп* — столбчатая паренхима, *гп* — губчатая паренхима, *вп* — воздухоносные полости, *пп* — проводящий пучок.

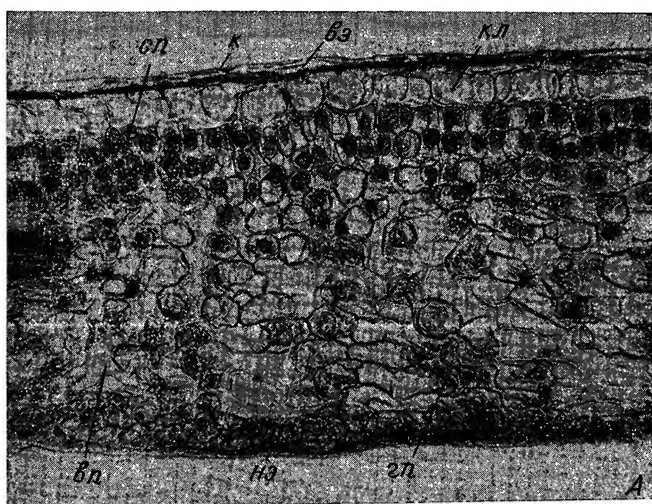
ная картина и для *Syzygium*. У *Ligustrum ovalifolium* контроль — 0.50, северная экспозиция — 0.40.

Отношение длины к ширине клеток столбчатой паренхимы.[3] Из данных табл. 2 видно, что у *Macleania angulata* при более сильном освещении клетки столбчатой паренхимы вытягиваются в длину, а при уменьшении становятся короче, в то время как ширина их практически не изменилась (контроль — 3 : 1, южная экспозиция — 5 : 1, северная экспозиция — 2 : 1). Такая же закономерность в изменении размеров клеток столбчатой паренхимы характерна для следующих 6 видов растений: *Ochna multiflora*, *Pittosporum crassifolium*, *Syzygium paniculatum*, *Brunfelsia macrophylla*, *Metrosideros excelsa*, *Ligustrum ovalifolium*.

У *Leucothoe axillaris* (теневыносливое) и *Griselinia littoralis* (светолюбивое) соотношение длины к ширине клеток практически не изменилось

---

[3] Соотношение длины к ширине клеток губчатой паренхимы существенно не изменялось по экспозициям.





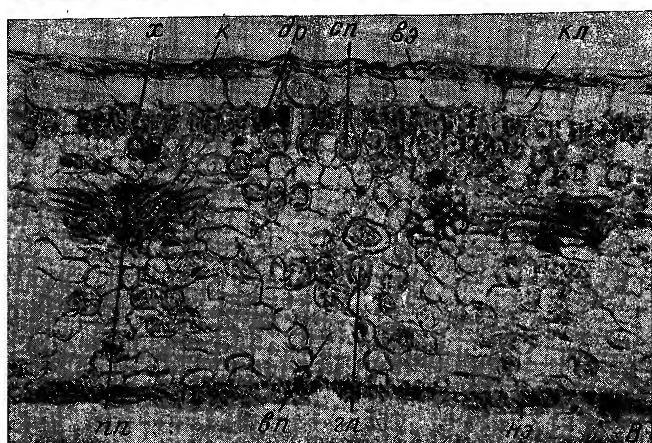


Рис. 2. Поперечный срез листа *Griselinia littoralis* Roaul.

А—В — то же, что на рис. 1.
к — кутикула, *кл* — колленхима, *др* — друзы оксалата кальция, *х* — хлоропласты. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

с изменением интенсивности освещения, но у этих видов растений увеличилось число слоев палисадной ткани на южной экспозиции и уменьшилось — на северной (рис. 1, 2).

Толщина эпидермы (верхней).[4] У *Macleania angulata* с увеличением интенсивности освещения толщина эпидермы увеличивается и, наоборот, с уменьшением интенсивности света толщина эпидермы уменьшается (контрольная экспозиция — 39, южная — 48, северная — 26). Такая же закономерность в изменении толщины эпидермы листа характерна для остальных видов растений. В большей степени, чем у других видов растений, изменилась толщина эпидермы у трех видов: *Ochna multiflora* — светолюбивое (контроль — 25, южная экспозиция — 29, северная — 15), *Leucothoe axillaris* — теневыносливое (контроль — 24, южная экспозиция — 27, северная — 8), *Metrosideros excelsa* — светолюбивое (контроль — 54, южная экспозиция — 67, северная экспозиция — 40).

Число устьиц на 1 мм² поверхности листа и их размеры. Из табл. 2 видно, что у всех видов растений с увеличением интенсивности освещения (южная экспозиция) число устьиц возрастает по сравнению с контролем, а при уменьшении интенсивности освещения (северная экспозиция) их становится меньше.

В изменении размера устьиц по экспозициям не удалось обнаружить четкой закономерности. Очевидно, размер устьиц — показатель, характеризующий не световой, а скорее водный режим.

На основании вышеизложенного можно сделать заключение о том, что все исследованные нами виды растений, как светолюбивые, так и теневыносливые, реагировали на изменения условий светового режима. Интересным является тот факт, что каждый вид растения в известной степени реагировал по-своему. При этом нам не удалось обнаружить общей закономерности между изменениями в анатомическом строении листа и их светолюбием или теневыносливостью. Следует отметить, что изменение интенсивности освещения не приводит к появлению новых признаков структуры листа, например опушения, а лишь усиливает или ослабляет существующие.

Общая для всех видов растений реакция на возрастание интенсивности освещения заключалась в увеличении толщины пластинки листа, коэффициента палисадности, длины клеток столбчатой паренхимы, числа устьиц на 1 мм² поверхности листа, а при понижении интенсивности освещения — в уменьшении величины этих показателей. Такая пластичность в структуре листьев исследованных нами видов растений, как светолюбивых, так и теневыносливых, является одним из способов их приспособления к различной интенсивности освещения. Это дало возможность растениям выжить и дать прирост во всех трех экспозициях. В отношении прироста необходимо отметить, что цифры, характеризующие прирост, были бо́льшими у растений в оранжерее и на южной экспозиции по сравнению с цифрами на северной экспозиции (табл. 3). Следовательно, наиболее благоприятными для всех исследуемых видов растений оказались условия с интенсивностью освещения 5000—10 000 лк. Это наводит на мысль о возможности успешного использования этих видов растений в озеленении интерьеров, имеющих сходную освещенность.

С целью выяснения влияния анатомической структуры листьев на рост растений было сделано сопоставление цифровых данных по приросту с цифровыми данными по структурным элементам листа. В результате не удалось обнаружить четкой зависимости между приростом побегов и каждым структурным элементом листа в отдельности. Однако следует отметить, что виды, которые имели относительно толстую листовую пластинку (*Macleania angulata*, *Griselinia littoralis*, *Pittosporum crassifolium*, *Brunfelsia macrophylla*, *Metrosideros excelsa*), дали больший прирост побегов, а виды с тонкой листовой пластинкой — меньший (*Ochna multiflora*,

[4] Толщина нижней эпидермы почти не изменилась при разной интенсивности освещения.

ТАБЛИЦА 3

Годовой прирост растений (в %) в зависимости от толщины листовой пластинки (мкм) по экспозициям

Растения	Оранжерея (контроль), освещенность 50000 лк		Южная экспозиция, освещенность 10 000 лк		Северная экспозиция, освещенность 400 лк		Принадлежность к экотипу
	толщина листа	прирост побегов	толщина листа	прирост побегов	толщина листа	прирост побегов	
Macleania angulata	480	48	570	63	341	17	Светолюбивое
Ochna multiflora	129	15	152	20	102	5	То же
Leucothoe axillaris	255	23	360	39	164	15	Теневыносливое
Griselinia littoralis	435	40	492	64	377	18	Светолюбивое
Pittosporum crassifolium	347	33	396	55	325	16	Теневыносливое
Syzygium paniculatum	263	25	288	45	227	14	Светолюбивое
Brunfelsia macrophylla	459	47	545	66	285	15	Теневыносливое
Chloranthus spicatus	236	20	273	37	207	14	Тенелюбивое
Metrosideros excelsa	409	38	454	53	201	15	Светолюбивое
Ligustrum ovalifolium	216	18	273	34	198	9	То же

Syzygium paniculatum, *Chloranthus spicatus*) (табл. 3). В группы растений с относительно толстой и тонкой листовой пластинкой вошли как светолюбивые, так и теневыносливые виды. Возможно, что толщина листовой пластинки как для светолюбивых, так и для теневыносливых видов окажется в какой-то степени полезным признаком при подборе ассортимента растений для озеленения интерьеров.

В заключение считаю своим приятным долгом выразить благодарность кандидату биологических наук Л. Р. Петровой за методические указания при выполнении данной работы.

ЛИТЕРАТУРА

Орленко Е. Г. (1956). Влияние освещенности на анатомическое строение и физиологическую деятельность листового аппарата дуба черешчатого. ДАН СССР, 106, 3. — Паушева З. П. (1974). Практикум по цитологии растений. — Рокицкий П. Ф. (1973). Биологическая статистика. — Серебряков И. Г. (1946). К вопросу о детерминации световой структуры листа. Бюлл. МОИП, отд. биол., 51, 3. — Anderson Y. (1955). Seasonal development in sun and shade leaves. Ecology, 36. — Cormack R. (1955). The effect of extreme shade upon leaf form and structure in *Vicia americana*. Can. four. bot., 33. — Dufour L. (1886). Note sur les relations, qui existent entre l'orientation des feuilles et leur structure anatomique. Bull. soc. bot. France, 33. — Dufour L. (1887). Influence de la lumiere sur la forme et la structure des feuilles. Ann. sci. nat. bot., ser. 7, V. — Johow F. (1884). Über die Beziehungen einiger Eigenschatten der Laubblätter zu den standortsverhältnissen. Jahrb. Wiss. Bot., 15. — Nordhausen M. (1903). Über Sonnen- und Schattenblätter. Ber. deutsch. bot. ges., 21. — Simon F. (1891). Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Epacridaceen und Ericaceen. Eng. Bot. jahrb., 13. — Stahl E. (1880). Über den Einfluss der Lichtintensität auf Structur, und Anordnung des Assimilationsparenchyms. Bot. Ztg., 38. — Stahl E. (1883). Über den Einfluss des sonnigen und schattigen der Laubblätter. Jen Zt. Nat., 16.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 13 XI 1978.

УДК 581.526.33 : 631.8

М. М. Гордеева

ИЗМЕНЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ МЕЗОТРОФНОГО СФАГНОВОГО БОЛОТА ПРИ ДЛИТЕЛЬНОМ ВНЕСЕНИИ УДОБРЕНИЙ

M. M. GORDEYEVA. THE CHANGES OF VEGETATION OF MESOTROPHIC SPHAGNUM MIRE UNDER LONG-TERM FERTILIZATION

Внесение NPK и извести в течение 7 лет привело к значительным изменениям в растительности мезотрофного болота. Почти полностью исчезли мхи, увеличилась общая надземная масса трав. Повышения эффективности удобрений по мере увеличения длительности периода их внесения не отмечено. Наблюдались изменения в числе, составе и значимости доминантов. В вариантах CaNPK и NPK сформировался относительно устойчивый фитоценоз со сменой по годам двух абсолютных доминантов — *Calamagrostis canescens* и *Carex rostrata*.

В 1971 г. на территории Звенигородской биологической станции МГУ (близ г. Звенигорода Московской обл.) было заложено несколько опытов для выяснения значения обеспеченности болотных растений элементами минерального питания. Один из опытов поставлен на мезотрофном сфагновом болоте площадью около 3 га, окруженном со всех сторон елово-сосновым лесом. Центральная часть болота занята разреженным древостоем с преобладанием *Pinus sylvestris* L. f. *uliginosa*. В травяно-кустарничковом ярусе доминируют *Eriophorum vaginatum* L. и *Oxycoccus palustris* Pers., в моховом покрове — *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. (на кочках) и *Sphagnum angustifolium* (Russ.) C. Jens. Периферийная часть болота, занимающая значительно бо́льшую площадь, — безлесная, более увлажненная, со сплошным покровом из *Sphagnum fallax* (Klinggr.) Klinggr. и разреженным (проективное покрытие 25—30%) травяным покровом из *Menyanthes trifoliata* L., *Comarum palustre* L., *Naumburgia thyrsiflora* (L.) Reichb., *Calamagrostis canescens* (Web.) Roth, *Carex rostrata* Stokes, *C. lasiocarpa* Ehrh. и др.

Опыт был заложен в периферийной части болота, которая с весны покрыта водой. Мощность торфа 50 см. Схема опыта включала 4 варианта: контроль (без удобрения) и варианты с внесением удобрений — Ca, CaNPK, NPK. Площадь каждой делянки 15 м^2 (5×3 м). Удобрения вносили ежегодно с 1971 по 1977 г.: Ca — в форме доломитовой муки в количестве 3 т/га (кроме 1973 г.); NPK — в следующих количествах: аммиачная селитра — из расчета 300 кг азота на 1 га; суперфосфат — 200 кг P_2O_5 на 1 га; хлористый калий — 300 кг K_2O на 1 га.

Результаты действия удобрений на растительность, полученные в 1973—1974 гг., были опубликованы ранее (Работнов, Ракитина, 1976). С 1975 г. мы продолжали наблюдения и учеты. В настоящей работе сделана попытка проанализировать некоторые итоги семилетнего внесения удобрений, а также выяснить их влияние на изменчивость изучаемого фитоценоза.

Учеты проводили летом в 1975—1977 гг. На каждой из четырех опытных делянок брали укосы с 25 площадок по 0.1 м^2 (побеги сосудистых растений срезали у поверхности почвы, мхи — на уровне перехода в бесхлорофильную часть). Укосы разбирали по видам, подсчитывали число вегетативных и генеративных побегов трав, высушивали до воздушно-сухого состояния и взвешивали. Ежегодно осенью травостой на удобряемых участках скашивали.

Установлено, что под влиянием длительного внесения удобрений растительность болота произошли коренные изменения. В табл. 1 представлены данные за 1975—1977 гг. по общей массе трав и мхов. Общая масса мхов на удобряемых участках резко снизилась: в варианте с внесением Ca она составляла 19—61% от контроля (100%), в вариантах с внесением CaNPK и NPK — от сотых долей процента до 1%. Подобные измене-

ния в моховом покрове были отмечены уже в первые годы внесения удобрений (Работнов, Ракитина, 1976). Можно сказать, что, несмотря на некоторые колебания массы мхов от года к году, их реакция на удобрение остается неизменной: в варианте с внесением NPK мхи почти полностью отмирают; в варианте Ca возрастает масса *Calliergon stramineum* (Brid.) Kindb. и сильно снижается *Sphagnum fallax* (табл. 2). Увеличение массы *Calliergon stramineum* при внесении извести можно объяснить снижением кислотности воды, пропитывающей моховой покров, а также устранением воздействия мощного конкурента — сфагнума. Отрицательную реакцию мхов на внесение удобрений мы связываем прежде всего с непосредственным, так называемым мускоцидным действием удобрений. По-видимому, значительно меньшую роль играет затенение мхов в результате формирования более высокого и сомкнутого травостоя. Механизм избирательно мускоцидного действия удобрений требует дополнительных исследований.

Общая надземная масса трав (табл. 1) в контроле была невелика — 256.8—487.9 г. В варианте Ca в 1976 г. наблюдалось некоторое снижение массы трав (95% от контроля), в 1975 и 1977 г. она возрастала примерно вдвое. В двух других вариантах максимальное увеличение массы трав отмечено в 1975 г.: в варианте CaNPK — в 4.2 раза, NPK — в 3.9 раза; в 1976 и 1977 гг. она увеличивалась по сравнению с контролем в 2.2—2.8 раза. Данные об общей массе трав за 1973 г. (Работнов, Ракитина, 1976) и за 1975—1977 гг. позволяют заключить, что эффективность удобрений не повышается по мере увеличения длительности периода их внесения (по крайней мере за 7 лет).

Результаты учета массы и числа побегов отдельных видов, проведенного в 1977 г., приведены в табл. 2. В таблицу не включена *Carex elata* All. ssp. *omskiana* (Meinsh.) Jalas, которая, хотя и составляла в разные годы от 5 до 19% урожая на контрольной делянке, на других участках отсутствовала, что связано с различиями в исходном состоянии растительности опытных делянок.

ТАБЛИЦА 1

Изменение общей массы трав и мхов в результате внесения удобрений (площадь учета 2.5 м^2)

Варианты опыта	Общая надземная масса трав						Общая масса мхов					
	год учета											
	1975		1976		1977		1975		1976		1977	
	г	%	г	%	г	%	г	%	г	%	г	%
Контроль	256.8	100	487.9	100	345.3	100	672.4	100	568.0	100	599.8	100
Ca	524.9	204	464.5	95	683.9	198	152.9	23	108.8	19	367.8	61
CaNPK	1067.6	416	1381.8	283	765.2	222	0.4	<1	6.4	1	3.2	<1
NPK	995.8	388	1321.1	271	907.5	263	0.3	<1	1.8	<1	2.8	<1

Общее число побегов трав в 1977 г. на всех удобренных участках увеличилось по сравнению с контролем наиболее значительно в варианте Ca (главным образом за счет увеличения числа побегов *Menyanthes trifoliata* и *Carex lasiocarpa*, тогда как в двух других вариантах число побегов этих растений снизилось). Сходным образом изменялось общее число побегов трав под влиянием удобрений и в предыдущие годы. В среднем за 4 года число побегов по сравнению с контролем возрастало: в варианте Ca — в 2.1 раза, CaNPK и NPK — в 1.4 раза.

Разные виды трав различно реагировали на внесение удобрений. Так, урожай и число побегов *Agrostis canina* L. в варианте Ca ежегодно увеличивались по сравнению с контролем, в вариантах CaNPK и NPK, наоборот, снижались, за исключением 1977 г. (вариант NPK). *Carex canescens* L. чаще всего (в том числе и в 1977 г.) благоприятно реагировала на внесение одной извести, а на внесение CaNPK и NPK отвечала снижением массы.

ТАБЛИЦА 2

Надземная масса и число побегов растений (площадь учета 2.5 $м^2$, 1977 .)

Вид	Контроль			Ca			CaNPK			NPK		
	масса		число побегов	масса		число побегов	масса		число побегов	масса		число побегов
	г	%		г	%		г	%		г	%	
Agrostis canina												
вегетативные побеги	10.10	3	156	25.23	4	720	3.14	<1	109	13.96	2	328
генеративные »	2.82	1	15	0.17	<1	2	0.08	<1	1	1.28	<1	6
Calamagrostis canescens												
вегетативные побеги	22.72	7	113	154.17	22	827	257.76	34	1130	390.67	43	1769
генеративные »	21.73	6	45	80.23	12	178	36.31	5	48	5.78	1	7
Carex canescens												
вегетативные побеги	8.69	3	72	44.33	6	557	3.97	<1	81	7.27	1	75
генеративные »	7.48	2	70	5.73	1	71	0.11	<1	1	0.19	<1	1
C. lasiocarpa												
вегетативные побеги	62.27	18	240	105.97	15	506	43.95	6	168	9.97	1	40
генеративные »	1.92	1	8	0.46	<1	3	—	—	—	—	—	—
C. rostrata												
вегетативные побеги	10.37	3	227	61.72	9	180	382.97	50	724	475.48	52	750
генеративные »	8.62	2	20	1.57	<1	6	0.78	<1	3	—	—	—
Comarum palustre												
вегетативные побеги	31.92	9	60	41.05	6	123	2.52	<1	7	1.39	<1	2
Menyanthes trifoliata												
вегетативные побеги	102.87	30	615	156.26	23	771	33.18	4	69	1.30	<1	6
Naumburgia thyrsiflora												
вегетативные побеги	34.22	10	265	6.70	1	102	0.38	<1	5	0.19	<1	2
генеративные »	3.92	1	8	0.31	<1	1	—	—	—	—	—	—
Всего	345.34 *	100	1914	683.90	100	4047	765.15	100	2346	907.48	100	2986
Calliergon stramineum	8.49	1		352.67	96		2.30	71		2.48	88	
Sphagnum fallax	591.28	99		15.09	4		0.93	29		0.35	12	
Всего	599.77	100		367.76	100		3.23	100		2.83	100	

* Вес с учетом *Carex elata* ssp. *omskiana*.

Реакция *Carex lasiocarpa* на внесение извести была различной в разные годы, а на внесение CaNPK и NPK — отрицательной. Сходным образом отвечали на удобрение *Comarum palustre* и *Menyanthes trifoliata* (данные табл. 2 относятся только к вегетативным побегам этих растений, так как генеративных за время проведения опыта не появилось; у *Menyanthes trifoliata* учитывали чаще всего отдельные листья, иногда — восходящие побеги с 2—3 листьями). Участие *Naumburgia thyrsiflora* на всех удобренных участках по сравнению с контролем снижалось. Наиболее благоприятно на удобрение реагировали *Calamagrostis canescens* и *Carex rostrata*, надземная масса которых на всех удобренных участках увеличивалась по сравнению с контролем (табл. 2), причем изменение массы этих двух видов по годам было неравномерным в различных вариантах опыта (табл. 3). Если увеличение массы *Calamagrostis canescens* происходило в основном за счет увеличения числа его побегов, то масса *Carex rostrata* в вариантах с внесением NPK возрастала благодаря увеличению как числа вегетативных побегов, так и их мощности, достигающей 0.5—0.6 г и более (мощность вегетативных побегов *Carex rostrata* в контроле около 0.3 г). Несомненно, снижение урожая всех других видов трав в вариантах CaNPK и NPK произошло в результате усиления конкурентной способности *Calamagrostis canescens* и *Carex rostrata* при улучшении обеспеченности их элементами минерального питания.

Изменения во флористическом составе под влиянием внесения удобрений не наблюдались, хотя часто в подобных опытах отмечают внедрение новых видов, не свойственных болотам, в том числе сорняков (Валк, Мазинг, 1968). В другом нашем опыте на олиготрофном сфагновом болоте в варианте CaNPK разрослись анемохорные растения, в основном *Epilobium* spp. Стабильность флористического состава изучаемого мезотрофного болота, по-видимому, обусловлена отсутствием заноса зачатков других растений, поскольку, как сказано выше, болото невелико по площади и окружено лесом.

ТАБЛИЦА 3

Абсолютное (г) и относительное (%) участие *Calamagrostis canescens* и *Carex rostrata* в травостое опытных площадок

Варианты опыта	Надземная масса *Calamagrostis canescens*						Надземная масса *Carex rostrata*						Суммарные данные по надземной массе обоих видов					
	Год учета																	
	1975		1976		1977		1975		1976		1977		1975		1976		1977	
	г	%	г	%	г	%	г	%	г	%	г	%	г	%	г	%	г	%
Контроль	20.4	8	41.1	8	44.5	13	87.8	34	65.2	13	19.0	5	108.2	42	106.3	21	63.5	18
Ca	144.7	28	124.5	27	234.4	34	117.8	22	53.4	11	63.3	9	262.5	50	177.9	38	297.7	43
CaNPK	132.1	12	696.1	50	294.1	39	868.0	81	584.8	42	383.7	50	1000.1	93	1280.9	93	677.8	89
NPK	167.6	17	482.5	36	396.5	44	778.7	78	814.6	62	475.5	52	946.3	95	1297.1	98	872.0	96

По годам и вариантам опыта наблюдались значительные изменения числа, состава и значимости доминантов. Если условно принять за доминанты виды с продуктивностью не менее 10% от общего урожая травостоя, то в контроле к доминантам можно было отнести: в 1975 г. — *Carex rostrata* (35%), *C. lasiocarpa* (14%); в 1976 г. — *Menyanthes trifoliata* (27%), *Naumburgia thyrsiflora* (19%), *Carex lasiocarpa* (14%), *C. rostrata* (13%); в 1977 г. — *Menyanthes trifoliata* (30%), *Carex lasiocarpa* (19%), *Calamagrostis canescens* (13%), *Naumburgia thyrsiflora* (11%). Доминантами в варианте Са были: в 1975 г. — *Calamagrostis canescens* (28%), *Carex rostrata* (22%), *C. lasiocarpa* (20%), *Comarum palustre* (13%); в 1976 г. — *Menyanthes trifoliata* (29%), *Calamagrostis canescens* (27%), *Carex rostrata* (12%), *Comarum palustre* (11%); в 1977 г. — *Calamagrostis canescens* (34%), *Menyanthes trifoliata* (23%), *Carex lasiocarpa* (15%). В вариантах CaNPK и NPK в 1975—1977 гг. доминировали только *Calamagrostis canescens* и *Carex rostrata* в различных соотношениях. Данные по абсолютному и относительному участию этих видов в урожае травостоя за три года представлены в табл. 3. Необходимо отметить, что в 1973 г. участие *Carex rostrata* в вариантах с внесением NPK было незначительным — около 9% (*Calamagrostis canescens* составлял 75—80%), а в 1974 г. произошло массовое отмирание *Calamagrostis canescens* и увеличение участия *Carex rostrata* (Работнов, Ракитина, 1976). В 1975 г. положение абсолютного доминанта — вида, масса органов которого превышает массу надземных органов остальных компонентов фитоценоза (Работнов, 1962), заняла *Carex rostrata*; в последующие годы (табл. 3) наметилась тенденция к увеличению участия *Calamagrostis canescens* и некоторому снижению участия *Carex rostrata*. При этом если относительное участие *Calamagrostis canescens* и *Carex rostrata* в указанных вариантах колеблется в довольно широких пределах (*Calamagrostis canescens* — от 12 до 80%, *Carex rostrata* — от 9 до 81%, учитывая и 1973 г.), то в сумме их относительное участие за все годы изменяется очень незначительно — от 83% (1973 г.) до 98%.

Приведенные цифры дают основание заключить, что в вариантах CaNPK и NPK сформировался относительно устойчивый фитоценоз со сменой по годам двух абсолютных доминантов — *Calamagrostis canescens* и *Carex rostrata*.

Таким образом, под влиянием шестикратного внесения извести и семикратного внесения азотно-фосфорно-калийных удобрений в растительности мезотрофного сфагнового болота произошли значительные изменения: возросло участие *Calamagrostis canescens* и *Carex rostrata*, резко снизилась масса мхов. Флористический состав остался неизменным, а абсолютное и относительное участие отдельных видов трав существенно изменялось по вариантам опыта и по годам. Можно сказать, что на изученном болоте внесение удобрений не устранило флюктуационных колебаний в урожае и количественных соотношениях компонентов фитоценоза, так же, как это было и на лугах (Работнов, 1973).

Полученные результаты свидетельствуют о том, что обеспеченность растений элементами минерального питания является одним из наиболее существенных факторов, определяющих структуру, продуктивность и изменчивость болотного фитоценоза.

В заключение приношу искреннюю благодарность моему руководителю Т. А. Работнову за ценные указания в процессе работы.

ЛИТЕРАТУРА

Валк У., В. Мазинг. (1968). Изменение растительности верховых болот под влиянием человека. Лесоводственные исследования, VI. Таллин. — Работнов Т. А. (1962). Некоторые вопросы изучения эдификаторов в луговых ценозах. Пробл. бот., VI. — Работнов Т. А. (1973). Влияние удобрений на луговые растения и луговые фитоценозы. — Работнов Т. А., Е. К. Ракитина. (1976). Влияние удобрений на растительность мезотрофного сфагнового болота. Бот. ж., 61, 5.

Московский государственный университет

Получено 21 VII 1978.

УДК 582.912.4 (479)

И. С. Сафаров, К. С. Асадов

НОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ *RHODODENDRON CAUCASICUM* PALL. (*ERICACEAE*) НА МАЛОМ КАВКАЗЕ

I. S. SAFAROV, K. S. ASADOV. NEW LOCALIZATIONS OF *RHODODENDRON CAUCASICUM* PALL. (*ERICACEAE*) IN MINOR CAUCASUS

По данным литературы, юго-восточная граница распространения *Rhododendron caucasicum* Pall. на Малом Кавказе доходит до широты г. Кировакана (АрмССР). Два новых местонахождения расположены в 300 км юго-восточнее указанной границы.

Несмотря на довольно полную изученность ареалов древесно-кустарниковых растений Азербайджана, за последнее время на территории республики обнаружен ряд новых местонахождений редких реликтовых видов и образуемых ими лесных фитоценозов (Сафаров, 1964, 1966, 1968, 1977; Сафаров, Асадов, 1975).

В настоящем сообщении приводятся сведения о двух новых местонахождениях рододендрона кавказского *Rhododendron caucasicum* Pall. в восточной части Малого Кавказа — в Кедабекском и Дашкесанском районах Азербайджанской ССР.

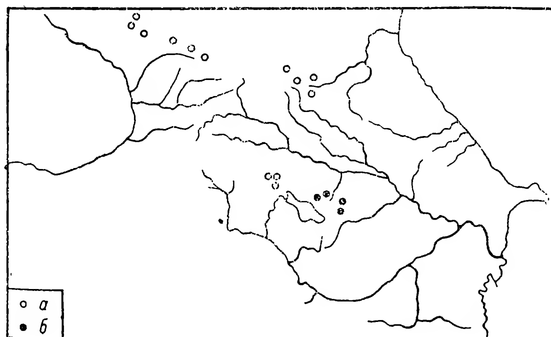
Во всех основных литературных источниках (Гроссгейм, 1932; «Флора Азербайджана», 1957; «Дендрофлора Кавказа», 1960; «Флора СССР», 1962) указывается на распространение кавказского рододендрона в районе Главного Кавказского хребта, в основном в западной его части, а также на востоке этого региона. Распространение этого вида отмечается также в Армении (окр. г. Кировакана) и в Турции (Лазистан).

Новое местонахождение *Rh. caucasicum* находится в высокогорьях (1800—2500 м над ур. м.) северных склонов гор Гасанана и Гасанбаба (система Малого Кавказа), где этот редкий вид произрастает, образуя чистые заросли на небольших площадях, а также встречается в подлеске древостоев, состоящих из березы *Betula pendula* Roth, клена Траутфеттера *Acer trautvetteri* Medv., рябины *Sorbus caucasigena* Kom., ивы козьей *Salix caprea* L., дуба восточного *Quercus macranthera* Fisch. et Mey., бука восточного *Fagus orientalis* Lipsky.

Кроме рододендрона, в подлеске встречаются смородина *Ribes alpinum* L., малина *Rubus buschii* (Rozan.) A. Grossh., волчеягодник *Daphne caucasica* Pall. и другие кустарники.

В высокогорье рододендровые группировки отмечены в составе субальпийских фитоценозов, где встречаются *Rubus saxatilis* L., *Alchimilla sericata* Reichb., *Primula auriculata* Lam., *Festuca varia* Haenke, *Veratrum lobelianum* Bernh., *Rumex tuberosus* L., *Koeleria caucasica* Don, *Luzula pilosa* (L.) Willd., *Myosotis alpestris* Schmidt.

Второе новое местонахождение рододендрона расположено значительно восточнее первого — в бассейне р. Карачай, на высоте 2300—2500 м над ур. м., где заросли рододендрона перемежаются с можжевельниковыми, кизильниковыми, шиповниковыми и спирейными группировками. Указанное местонахождение расположено более чем на 300 км юго-



Распространение *Rhododendron caucasicum* Pall. на Малом Кавказе.

а — по литературным данным, *б* — новые местонахождения.

восточнее известной из литературы юго-восточной границы рододендрона на Малом Кавказе.

Вновь обнаруженные местонахождения рододендрона кавказского на Малом Кавказе имеют важное ботанико-географическое значение, а потому их следует объявить заповедными.

ЛИТЕРАТУРА

Гроссгейм А. А. (1932). Флора Кавказа, III. — Дендрофлора Кавказа. (1960). Т. V. — Сафаров И. С. (1964). Новое местонахождение каштана съедобного (*Castanea sativa*) в Нагорном Карабахе. ДАН АзербССР, 2. — Сафаров И. С. (1966). Новое местонахождение платана восточного *Platanus orientalis* в области Большого Кавказа. Бот. ж., 51, 6. — Сафаров И. С. (1968). О двух новых местонахождениях третичных реликтов в лесах Азербайджана. Лесной журнал, 4. Архангельск. — Сафаров И. С. (1977). Новое местонахождение железного дерева *Parrotia persica* (DC) C. A. Mey., *Hamamelidaceae* Lindl. на Большом Кавказе. Бот. ж., 62, 2. — Сафаров И. С., К. С. Асадов. (1975). *Staphylea colchica* Stev. — новый вид для флоры Азербайджана. Бот. ж., 60, 1. — Флора Азербайджана. (1957). Т. VII. — Флора СССР. (1952). Т. XVIII.

Институт ботаники АН АзССР,
Баку.

Получено 11 III 1979.

УДК 582.475 : 581.84

М. В. Литвинцева

УЛЬТРАСТРУКТУРА СПОРОДЕРМЫ *PINUS SIBIRICA* DU TOUR (*PINACEAE*)

M. V. LITVINTSEVA. THE ULTRASTRUCTURE OF SPORODERM IN *PINUS SIBIRICA* DU TOUR (*PINACEAE*)

При изучении экзины пыльцевых зерен *Pinus* подрода *Strobus* на примере *Pinus sibirica* Du Tour при помощи ТЭМ установлено, что экзина состоит из сэкзины и нэкзины, сложенной ламеллами. В сэкзине воздушных мешков имеются перфорации, их альвеолярные элементы менее плотные, чем у сэкзины щита. Нэкзина тела в два-три раза тоньше, чем нэкзина лептомы. На внутренней поверхности лептомы на расстоянии около 0.1 мкм располагаются бугорки до 0.025 мкм тоже ламеллятной структуры. На наружной поверхности лептомы прослеживаются мелкие, плотно расположенные бугорки иной структуры, чем нэкзина.

Исследование субмикроскопического строения экзины пыльцы из подрода *Strobus*, особенно в области лептомы, представляет определенный интерес. Еще при изучении с помощью светового микроскопа отмечалось, что лептома у пыльцы из подрода *Strobus* (*Haploxylon*) в отличие от пыльцы из подрода *Pinus* (*Diploxylon*) имеет бугорки, причем обычно не указывалось, где они располагаются — на внешней или внутренней ее поверхности. Лишь в более поздних работах Дж. Уено (Ueno, 1960) и В. Тинга (Ting, 1965, 1966) отмечается, что бугорки лептомы у сосны располагаются на внешней ее поверхности. Нами (Куприянова, Литвинцева, 1974) при изучении морфологии пыльцы из подрода *Haploxylon* было замечено, что бугорки, видимые при помощи светового микроскопа, располагаются на внутренней поверхности лептомы. Эти бугорки уплощены, очертания их 5—6-угольные, причем у разных видов размеры и число их на единицу поверхности различны. Данные признаки использовал в своей работе Дж. Сивак (Sivak, 1975) для характеристики пыльцы рода *Pinus* и других родов (*Abies*, *Picea*, *Cedrus*, *Ketelleria*).

Для изучения субмикроскопического строения экзины пыльцевых зерен *Pinus sibirica* были сделаны ультратонкие срезы оболочек пыльцы. Пыльцевой материал для срезов отобран из Гербария Сибирского института физиологии и биохимии растений (СИФИБР, Иркутск). При обра-

ботке материала использована следующая методика. Мужские колоски и шишки слегка нагревались в пробирке с водой над спиртовкой. Затем они были залиты смесью 4%-го раствора формалина и 5%-го раствора глютаральдегида в фосфатном буфере при pH 6.9 на 24 ч. Из мужских шишек под бинокуляром были выделены микроспорангии и отдельные пыльцевые зерна, которые потом фиксировались в 2%-м растворе OsO_4 в течение 24 ч. После фиксации объекты промывали два раза в фосфатном буфере и обезвоживали этиловым спиртом, который применялся последовательно в растворах возрастающей концентрации (10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 96 и 100% — 2 раза) по 20 м в каждом. По окончании обезвоживания материал заливали в желатиновых капсулах смесью метилметакрилата и бутилметакрилата в отношении 1 : 4 с добавлением перекиси бензоила (последняя является катализатором процесса полимеризации). Полимеризация происходила в термостате при температуре 50—60° С в течение 48 ч. Заточку блоков в виде усеченной пирамиды производили лезвием безопасной бритвы под бинокуляром. Срезы (100—200 Å) получены с помощью ультрамикротома LKB Ultratome системы Шостанда. Исследования проводили при помощи трансмиссионного электронного микроскопа (TEM, Hitachi HU-11b-1). Работа выполнялась на кафедре высших растений биологического факультета МГУ им. М. В. Ломоносова под руководством Н. Р. Мейер и А. С. Ярошевской, которым автор выражает искреннюю признательность и благодарность.

Экзина у *P. sibirica* состоит из сэкзины и нэкзины. Сэкзина представлена своеобразными структурными элементами, которые на срезе выглядят разветвленными стерженьками. Ван Кампо (Van Campo, 1971; Van Campo, Lugardon, 1973) такую структуру называет «инфратектатной альвеолярной», так как сэкзина у сосновых состоит из альвеол. Нэкзина сложена ламеллами и в разных частях пыльцевого зерна неодинакова по толщине.

На срезах, проходящих в области щита, можно проследить, что сэкзина его имеет неровную поверхность. Ее альвеолярные элементы неодинаковой длины и толщины, иногда они в нижней части сливаются и образуют как бы подстилающий слой (см. рисунок, *а* — вклейка). На протяжении всего щита сэкзина непосредственно прилегает к нэкзине, имеющей в этой области небольшую толщину. У основания мешков на проксимальной стороне сэкзины возникают вздутия (см. рисунок, *б*), а затем она удаляется от нэкзины, образуя воздушные мешки. Поверхность сэкзины воздушных мешков несколько неровная, но по сравнению со щитом неровность мало заметна. В сэкзине хорошо прослеживаются перфорации (см. рисунок, *в*). Внутренние альвеолярные элементы (стенки альвеол) воздушных мешков менее плотные, чем у щита, и имеют бóльшую длину. Расстояние между стенками альвеол, расположенных близко к поверхности, небольшое, а у расположенных более глубоко оно более значительно (см. рисунок, *в*). Нэкзина, занимающая основания воздушных мешков, образует мешковые площадки, имеет небольшую толщину и несет мелкие бугорки, направленные как в сторону тела, так и в сторону воздушных мешков.

У дистального полюса пыльцевого зерна сэкзина воздушных мешков вновь сливается с нэкзиной и в области лептомы едва прослеживается в виде отдельных гранул или бугорков, которые заметны лишь при больших увеличениях. Возможно, их и имели в виду Уено (Ueno, 1960) и Тинг (Ting, 1965, 1966), причем Уено считает их сэкзинными образованиями. Но следует еще раз подчеркнуть, что прослеживаются они только при изучении с помощью электронного микроскопа и располагаются довольно плотно (см. рисунок, *г*). При помощи светового микроскопа они не видны ни при ацетолизной обработке, ни при окрашивании фуксином. Нэкзина в области лептомы в два-три раза толще, чем в области мешков и щита, и имеет хорошо выраженную ламеллятную структуру. Характерной особенностью строения нэкзины лептомы является то, что на ее внутренней поверхности можно проследить четко выраженные бугорки около

0.025 мкм в диаметре, также явно ламеллятной структуры. Расстояние между ними около 0.1 мкм (см. рисунок, *д*). Они-то и прослеживаются на световом микроскопе и характерны для пыльцы сосны подрода *Strobus*.

В целом строение экзины *P. sibirica*, за исключением ее лептомы, имеет сходство со строением таковой у *P. sylvestris* L. (Мейер, Бернард, 1970, 1973).

Таким образом, при изучении экзины у пыльцевых зерен *P. sibirica* подрода *Strobus* при помощи ТЭМ установлено, что нэкзина лептомы имеет бóльшую толщину, чем нэкзина щита и воздушных мешков. Внутренние бугорки лептомы ламеллятной структуры. На наружной поверхности лептомы имеются более мелкие бугорки иной структуры, чем нэкзина. Нэкзина мешковых площадок несет небольшие бугорки, направленные и к телу, и к воздушным мешкам. В сэкзине воздушных мешков имеются перфорации.

ЛИТЕРАТУРА

Куприянова Л. А., М. В. Литвинцева. (1974). Группа *Cembra* рода *Pinus*, ее объем и связи по палинологическим данным. Бот. ж., 59, 5. — Мейер Н. Р., В. В. Бернард. (1970). О развитии оболочек пыльцевых зерен *Pinus sylvestris* L. Вестн. МГУ, 6, сер. биол., почвовед., 5. — Мейер Н. Р., В. В. Бернард. (1973). Электронномикроскопическое исследование формирования пыльцевых зерен *Pinus sylvestris* L., *Juniperus communis* L., *Larix sibirica* Ledeb. В кн.: Морфология пыльцы и спор современных растений. — Sivac J. (1975). Les caractères de diagnose des grains de pollen a ballonnets. Pollen et spores, 17, 3. — Ting W. S. (1965). The Saccate pollen grains of *Pinaceae* mainly of California. Grana Palynol., 6, 2. — Ting W. S. (1966). Determination of *Pinus* species by pollen statistics. Univ. California Press, 168. — Ueno J. (1960). Studies on pollen grains of *Gymnospermae*. J. Inst. Polytech. Osaca City University, D-11. — Van Campo M. (1971). Precisions nouvelles sur les structures comparées des pollen de Gymnospermes et d'Angiospermes. C. R., 16, D, 272. — Van Campo M., B. Lugardon. (1973). Structure grenus infratectale de l'ectexine des pollen de quelques Gymnospermes et Angiospermes. Pollen et spores, 15, 2, 171.

Иркутский государственный
педагогический институт.

Получено 12 II 1979.

УДК 582 : 582.948.2

В. М. Старченко

К СИСТЕМАТИКЕ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ ВИДОВ РОДА *MERTENSIA* ROTH (*BORAGINACEAE*)

V. M. STARCHENKO. ON THE TAXONOMY OF FAR-EASTERN SPECIES OF THE GENUS *MERTENSIA* ROTH (*BORAGINACEAE*)

Установлено, что на территории советского Дальнего Востока произрастают четыре вида рода *Mertensia* Roth. Отмеченный для Камчатки и северных Курильских о-вов американский вид *M. pilosa* (Cham.) DC. не обнаружен. Приоритетным названием для *M. kamczatica* (Turcz.) DC. следует считать *M. pubescens* (Roem. et Schult.) DC.

Род *Mertensia* Roth объединяет 45 видов (Попов, 1953б): 21 азиатский и 24 североамериканских (Williams, 1937). Внутри рода выделяется шесть секций (Попов, 1953б). Для территории советского Дальнего Востока приводится пять видов *Mertensia* (Попов, 1953а, б; Ворошилов, 1966), относящихся к двум секциям: *Steenhammera* (Reichenb.) A. Gray и *Mertensia* (=*Eumertensia* A. Gray).

К секции *Steenhammera* принадлежит единственный вид *M. maritima* (L.) S. F. Gray (Scott, 1963), изолированный экологически и распространенный на морских побережьях в Европе, Азии и Северной Америке

(Ohwi, 1965; Hultén, 1968). Выделение этого вида в отдельный род *Pneumaria* Hill (Britton, Brown, 1936) признано нецелесообразным (Попов, 1953б).

Mertensia maritima (L.) S. F. Gray, 1821, Nat. Arr. Brit. Pl. 2 : 354; Trautv. et Mey. 1856, Fl. Ochot. : 69; Ком. 1930, Фл. Камч. 3 : 52; Hultén, 1930, Fl. Kamtch. 4 : 85; М. Попов, 1953, Фл. СССР, 19 : 242; он же, 1953, Бот. мат. (Ленинград), 15 : 253; Ворош. 1966, Фл. сов. Дальн. Вост. : 353; Hultén, 1968, Fl. Alaska : 781; А. Скворцов, 1974, Опред. высш. раст. Якут. : 413. — *Pulmonaria maritima* L. 1753, Sp. Pl. : 136. — *Pneumaria maritima* (L.) Hill, 1764, Veg. Syst. 7 : 40; Britt. a. Br. 1936, Ill. Fl. North. Unit. Stat. Canada, ed. 2, 3 : 82. — *Pulmonaria simplicissima* Ledeb. 1815, Nova Acad. Sci. Petropol. 5 : 518. — *Mertensia simplicissima* (Ledeb.) G. Don f. 1838, Gen. Syst. 4 : 319. — *M. maritima* ssp. *asiatica* Takeda, 1911, Journ. Bot. (London) 49 : 222; Hara, 1956, Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo (Bot.) 6, 7 : 365. — *M. asiatica* (Takeda) Macbr. 1915, Contrib. Gray Herb. 48 : 53; Ohwi, 1965, Fl. Jap. : 761; Воробьев, 1966, Опред. раст. Прим. Приам. : 342; Е. Егорова, 1974, Опред. высш. раст. Сах. Курил. о-вов : 279.

Изучение сборов этого вида в гербариях Москвы (MHA, MW), Ленинграда (LE), Владивостока (VLA), Сахалинского комплексного научно-исследовательского института, Института биологических проблем Севера (г. Магадан) и наблюдения в природе (побережья Приморского края, Камчатской, Магаданской и Сахалинской областей) показали, что внешний облик *M. maritima* постоянен. Иногда встречаются растения с белой окраской венчика.

К секции *Mertensia* относятся *M. rivularis* (Turcz.) DC., *M. pterocarpa* (Turcz.) Tatew. et Ohwi, *M. kamczatica* (Turcz.) DC. и *M. pilosa* (Cham.) DC., указанные для территории советского Дальнего Востока (Попов, 1953а, б; Ворошилов, 1966). В современной ботанической литературе *M. rivularis* и *M. pterocarpa* трактуются без таксономических вариантов.

Mertensia rivularis (Turcz.) DC. 1846, Prodr. 10 : 90; Ledeb. 1847, Fl. Ross. 3, 1 : 135; Ком. 1930, Фл. Камч. 3 : 55; Hultén, 1930, Fl. Kamtch. 4 : 87; М. Попов, 1953, Фл. СССР, 19 : 251; он же, 1953, Бот. мат. (Ленинград), 15 : 257; Ворош. 1966, Фл. сов. Дальн. Вост. : 353; Воробьев, 1966, Опред. раст. Прим. Приам.: 342; А. Скворцов, 1974, Опред. высш. раст. Якут. : 414. — *Lithospermum rivulare* Turcz. 1840, Bull. Soc. Nat. Moscou, 13 : 74. — *Steenhammera rivularis* (Turcz.) Turcz. 1840, Bull. Soc. Nat. Moscou, 13 : 248.

Работа в Гербариях Москвы, Ленинграда, Владивостока, Института биологических проблем Севера показала, что достоверные образцы *M. rivularis* имеются из Амурской обл., Хабаровского края и юго-востока Якутии (междуречье рек Учур—Алдан—Мая). С Камчатки сборы крайне редки. Известны образцы, собранные К. Богдановичем в 1898 г. и определенные М. Г. Поповым (LE). Более поздних сборов *M. rivularis* из районов Камчатки в вышеперечисленных гербариях обнаружить не удалось. В Гербарии Института биологических проблем Севера имеются образцы мертензий, определенных как *M. rivularis*, на основании которых для Охотско-Колымского водораздельного района Магаданской обл. приводится *M. rivularis* (Хохряков, 1976). Сравнение этих сборов с другими дальневосточными видами *Mertensia* показало, что они относятся к *M. pubescens* (Roem. et Schult.) DC.

Mertensia pterocarpa (Turcz.) Tatew. et Ohwi, 1933, Acta Phytotax. Geobot. (Kyoto), 2 : 25; М. Попов, 1953, Фл. СССР, 19 : 254; он же, 1953, Бот. мат. (Ленинград), 15 : 258; Ворош. 1966, Фл. сов. Дальн. Вост. : 353; Е. Егорова, 1974, Опред. высш. раст. Сах. Курил. о-вов : 279. — *Steenhammera pterocarpa* Turcz., 1840, Bull. Soc. Nat. Moscou, 13 : 245. — *Mertensia rivularis* var. *japonica* Takeda, 1911, Journ. Bot. (London), 49 : 222, p. p.; idem, 1914, Journ. Linn. Soc. London (Bot.) 42 : 70, p. p. — *M. pterocarpa* var. *yezoensis* Tatew. et Ohwi, 1933, Acta Phytotax. Geobot.

(Kyoto), 2 : 106; Ohwi, 1965, Fl. Jap. : 761, p. p. — *M. kamczatica* auct. non DC. : Ohwi, 1932, Acta Phytotax. Geobot. (Kyoto), 1 : 122.

Встречается на средних и южных Курильских о-вах. Для Японии указывается *M. pterocarpa* var. *yezoensis* Tatew. et Ohwi.

Наиболее интересны и спорны в отношении таксономии и распространения на территории советского Дальнего Востока *M. pilosa* (Cham.) DC. (Hultén, 1930; Попов, 1953а; Черепанов, 1973) и *M. kamczatica* (Turcz.) DC. (Hultén, 1930; Попов, 1953а; Ворошилов, 1966). *M. pilosa* описана Шамиссо (Chamisso, 1829) из Аляски (район залива Эшшольца) как *Pulmonaria pilosa.* В род *Mertensia* вид помещен Декандолем (De Candolle, 1846), который указывает его только для Северной Америки. На Курильских о-вах впервые отмечен Турчаниновым (1840б). Для Камчатки и северных Курильских о-вов приводится Комаровым (1930), Поповым (1953а, б), Ворошиловым (1966). В. Н. Ворошилов (1966) считает *M. pubescens* (Roem. et Schult.) DC. приоритетным названием для *M. pilosa*. Основное отличие данного вида от близкого *M. kamczatica* — строение орешка (Hultén, 1930; Попов, 1953а, б; Ворошилов, 1966). Изучение аутентичного экземпляра *Pulmonaria pilosa* Cham., хранящегося в Гербарии Ботанического института АН СССР, и сборов *M. pilosa* с территории Аляски (LE) подтверждает, что характерными признаками вида являются отсутствие крыла на орешке и наличие волосков на внутренней поверхности трубки венчика. Такие признаки, как характер опушения чашечки, длина и ширина трубки венчика, длина столбика относительно длины трубки венчика, варьируют, а потому диагностическими признаками вида быть не могут. Критическое определение растений, отнесенных к *M. pilosa* или *M. pubescens*, в Гербариях Ленинграда, Москвы, Сахалинского комплексного научно-исследовательского института, Института биологических проблем Севера показало, что все они являются *M. kamczatica*. Единственным достоверным экземпляром *M. pilosa*, определенным М. Г. Поповым, является никем не повторенный сбор Ридера (Rieder) 1831 г. (Камчатка, Ганальский хребет). В данном случае сомнение вызывает именно место сбора, так как все другие мертензии из этого района Камчатки, в том числе наши сборы, относятся к *M. kamczatica.* Гербарный экземпляр Турчанинова с Курильских о-вов представляет собой часть стебля и верхушку цветущего побега без корневища и плодов. Ссылаясь на неполноту своего сбора, Турчанинов (1840б) цитирует в своем описании *M. pilosa* диагноз Шамиссо. Сравнение данного образца с образцами *M. kamczatica*, в том числе с типовыми, не выявило между ними различий на видовом уровне, поэтому следует признать сборы Турчанинова с Курильских о-вов за *M. kamczatica*, а при анализе турчаниновского описания *M. pilosa* учитывать, что в нем смешаны признаки *M. kamczatica*, встречающейся на северных Курильских о-вах, и признаки *M. pilosa* из диагноза Шамиссо. Результаты полевых исследований Камчатки (Ганальский хребет, горы у Начикинского озера) и северных Курильских о-вов не подтвердили наличие *M. pilosa* на советском Дальнем Востоке.

В 1840 г. Турчанинов (1840а) с Камчатки (Тигиль) описал *Lithospermum kamczaticum* Turcz., им же перенесенный позднее в род *Steenhammera* (Турчанинов, 1840б). В 1846 г. Декандоль (De Candolle, 1846) поместил этот вид в род *Mertensia* и в синонимы поставил со знаком вопроса *Pulmonaria pumila* Schrank — вид, описанный Шранком в 1818 г. очень кратко по сборам, якобы присланным с Камчатки. Поскольку аутентичный экземпляр в Мюнхенском гербарии отсутствует и сомнение вызывает (Hultén, 1930) достоверность места сбора, указанного Шранком при описании вида, доказать тождественность *P. pumila* и *M. kamczatica* трудно.

В 1819 г. по сборам Стеллера с Курильских о-вов была описана *Pulmonaria pubescens* Roem. et Schult. (Roemer, Schultes, 1819). Данный авторами диагноз вида совпадает с описанием как *M. kamczatica*, так и *M. pilosa*, потому что в нем отсутствуют такие характерные признаки, как морфология орешка и волосистость внутренней поверхности трубки венчика. Учитывая, что *M. pilosa* на Камчатке и Курильских о-вах нет, следует от-

нести название *Pulmonaria pubescens* к виду, описанному Турчаниновым (1840а, б), и считать *M. pubescens* (Roem. et Schult.) DC. приоритетным названием для *M. kamczatica*. Ниже приводятся синонимика и относящаяся к этому виду литература.

Mertensia pubescens (Roem. et Schult.) DC. 1846, Prodr. 10 : 90. — *Pulmonaria pubescens* Roem. et Schult. 1819, Syst. veg. 4 : 744. — ?*P. pumila* Schrank, 1818, Nova Acta Acad. Leop.-Carol. 9 : 101. — *Lithospermum kamczaticum* Turcz. 1840, Bull. Soc. Nat. Moscou, 13 : 75. — *Steenhammera kamczatica* (Turcz.) Turcz. 1840, Bull. Soc. Nat. Moscou, 13 : 250. — *Mertensia kamczatica* (Turcz.) DC. 1846, Prodr. 10 : 100; Hultén, 1930, Fl. Kamtch. 4 : 82; Ком. 1930, Фл. Камч. 3 : 53; М. Попов, 1953, Фл. СССР, 19 : 253; он же, 1953, Бот. мат. (Ленинград), 15 : 253; Ворош. 1966, Фл. сов. Дальн. Вост. : 353; Hultén, 1968, Fl. Alaska : 783; Е. Егорова, 1974, Опред. высш. раст. Сах. Курил. о-вов : 279; А. Скворцов, 1974, Опред. высш. раст. Якут. : 414. — *M. elliptica* Ledeb. 1847, Fl. Ross. 3, 1 : 134; Ком. 1930, Фл. Камч. 3 : 54. — *M. longistyla* Ledeb. 1847, Fl. Ross. 3, 1 : 135; Ком. 1930, Фл. Камч. 3 : 54.

Распространена в Анадырском, Чукотском, Охотском флористических районах, на п-ове Камчатка и северных Курильских о-вах. Обычно встречается на склонах гор и по берегам горных рек и ручьев.

Таким образом, установлено, что на территории советского Дальнего Востока произрастает четыре вида рода *Mertensia*: *M. maritima*, *M. rivularis*, *M. pterocarpa* и *M. pubescens*. Наличие пятого вида — *M. pilosa* (Cham.) DC. (*M. pubescens* auct. non DC.: Ворош. 1966, Фл. сов. Дальн. Вост. : 353) — на Камчатке и северных Курильских о-вах не подтверждено. *M. pubescens* следует считать приоритетным названием для *M. kamczatica*.

ЛИТЕРАТУРА

Ворошилов В. Н. (1966). Флора советского Дальнего Востока. — Комаров В. Л. (1930). Флора полуострова Камчатки, III. — Попов М. Г. (1953а). Род Мертензия — *Mertensia* Roth. В кн.: Флора СССР, XIX. — Попов М. Г. (1953б). О систематике и филогенетическом развитии рода *Mertensia* Roth (*Boraginaceae*) на основании сравнения американских и азиатских видов. Бот. мат. (Ленинград), 15. — (Турчанинов Н. С.) Turczaninow N. S. (1840а). Decades quatuor plantarum hucusque non descriptarum Sibiriae maxime orientalis et regionum confinium incolarum. Bull. Soc. Nat. Moscou, XIII. — (Турчанинов Н. С.) Turczaninow N. S. (1840б). Observations sur quelques genres et espèces de la famille de Boraginées. Bull. Soc. Nat. Moscou, XIII. — Хохряков А. П. (1976). Материалы к флоре южной части Магаданской области. В кн.: Флора и растительность Магаданской области. Владивосток. — Черепанов С. К. (1973). Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. I—XXX). — Britton N. L., A. C. H. Brown. (1936). An illustrated flora of the Northern United States, Canada and British possessions, ed. 2, III. — Chamisso A. (1829). De plantes in expeditione speculatoria. . . Linnaea, 4. — De Candolle A. P. (1846). Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. . ., X.— Hultén E. (1930). Flora of Kamtchatka and the adjacent islands, IV. — Hultén E. (1968). Flora of Alaska and neighbouring territories. — Ohwi J. (1965). Flora of Japan. Washington. — Roemer J. J., J. A. Schultes. (1819). Systema vegetabilium, IV. — Scott J. (1963). *Mertensia maritima* (L.) S. F. Gray. J. Ecol., 51, 3. — Williams L. (1937). A monograph of the genus *Mertensia* in North America. Ann. Missouri Bot. Gard., 24.

Тихоокеанский институт
биоорганической химии
Дальневосточного научного центра АН СССР,
Владивосток.

Получено 5 XII 1978.

УДК 582.394.742 (597)

Ву Нгуен Ты

О РОДЕ *BELVISIA* MIRBEL (СЕМ. *POLYPODIACEAE*) ФЛОРЫ ВЬЕТНАМА

VU NGUYEN TU. ON THE GENUS *BELVISIA* MIRBEL (*POLYPODIACEAE*) OF THE VIETNAMESE FLORA

Приведены виды рода *Belvisia* Mirbel, растущие во Вьетнаме. Даны две новые комбинации.

Во Вьетнаме встречаются 4 вида рода *Belvisia* Mirbel (сем. *Polypodiaceae*). Тардю-Бло и Кристенсен (Tardieu-Blot, Christensen, 1941), как и многие другие птеридологи, рассматривали виды этого рода под названием *Hymenolepis* Kaulf., так как приоритетное название *Belvisia*, под которым Мирбел объединил 5 неродственных видов папоротников, отвергалось как nomen confusum. Однако *Hymenolepis* Kaulf. является поздним омонимом действительно обнародованного названия *Hymenolepis* Cass. (*Asteraceae*), и уже Коупланд (Copeland, 1947) вернулся к употреблению названия *Belvisia*, выбрав лектотипом этого рода *B. spicata* (L. f.) Mirbel ex Copel.

В данной работе мы приводим все виды этого рода, растущие во Вьетнаме, под названием *Belvisia*, делая при этом 2 новые комбинации.

Belvisia Mirbel, 1802, in Lamarck et Mirbel, Hist. nat. vég. 3 : 473; Underw. 1899, Mem. Torrey bot. club, 6 : 276; Copel. 1947, Gen. Fil. : 191; Holttum, 1954, Fl. Mal. 2 : 153; Pic. Ser. 1965, Index Fil., Suppl. 4 : 39; Pic. Ser. 1977, Webbia, 31, 2 : 324. — *Hymenolepis* Kaulf. 1824, Enum. Fil. : 146, non Cass. 1817; C. Chr. 1929, Dansk bot. arkiv, 6, 3 : 54; Tard.-Blot et C. Chr. 1941, in Lecomte, Fl. gén. Indo-Chine, 7, 9 : 451. — *Macroplethus* K. Presl, 1849, Epim. bot. : 54. — *Hyalolepis* Kunze, 1850, Linnaea, 23 : 258, non DC. 1837.

Лектотип (lectotypus): *B. spicata* (L. f.) Mirbel ex Copel. (*Acrostichum spicatum* L. f.).

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *BELVISIA* ФЛОРЫ ВЬЕТНАМА

1а. Чешуи корневища цельнокрайные, со светлыми волнистыми тонкими краями и темной серединой, состоящей из толстостенных клеток.
- 2а. Спороносная часть листа длинная, 10—17 см дл., резко отделяется от стерильной части . . . . 4. *B. revoluta*
- 2б. Спорангии занимают 0.7—1.2 см верхней части фертильных листьев, спороносная часть листа нерезко отделена от стерильной части . . . . 3. *B. hymenolepioides*

1б. Чешуи корневища с зубчатыми или реснитчатыми краями, сплошь темные и состоящие из толстостенных клеток.
- 3а. Сорусы расположены ближе к главной жилке фертильной части пластинки. Листья сидячие или на коротких черешках, 0.2—0.5 см дл. . . . . 2. *B. henryi*
- 3б. Сорусы расположены ближе к краям фертильной части пластинки. Черешки листьев 1.5—3 см дл. . . . 1. *B. annamensis*

1. **Belvisia annamensis (C. Chr.) Tu comb. nov.** — *Hymenolepis annamensis* C. Chr. 1929, Dansk bot. arkiv, 6, 3 : 68, fig. 1; Tard.-Blot et C. Chr. 1941, in Lecomte, Fl. gén. Indo-Chine, 7, 9 : 452, fig. 53; Pic. Ser. 1965, Index Fil., Suppl. 4 : 158. — *Macroplethus annamensis* (C. Chr.) Tagawa, 1942, Acta phytotax. geobot. (Kyoto) 11 : 234.

Тип (typus): Vietnam, Annam: col des Nuages près Tourane, 1100 m alt., Poilane, n° 8010. In Herb. Inst. Biol., Centr. Nat. Stud. Sci. Vietnam. (Opp. Ho Chi Minh)!!

Исследованные образцы (specimina examinata). Annam: col des Nuages près Tourane, 1100 m alt., Poilane, n° 8010.

Распространение. Вьетнам: Хоангльеншон (Sapa); Биньтитхен (Balong, Song Gianh, Cubi); Фуханъ (Nuages, Dongtri); Ламдонг (Djïring). — Общ. распр.: Лаос.

2. *Belvisia henryi* (Hieron. ex C. Chr.) Tagawa, 1966, in Hara, Fl. east. Himal. : 490. — *Hymenolepis henryi* Hieron. ex C. Chr. 1929, Dansk bot. arkiv, 6, 3 : 67, fig. 1d; C. Chr. 1934, Index Fil., suppl. 3 : 113; Tard.-Blot et C. Chr. 1941, in Lecomte, Fl. gén. Indo-Chine, 7, 9 : 451. — *Macroplethus henryi* (Hieron. ex C. Chr.) Tagawa, 1942, Acta phytotax. geobot. (Kyoto) 11 : 234.

Тип (typus): «China: Yunnan, Henry n° 11461A».

Исследованные образцы (specimina examinata). Laocay: Sapa, Cadière n° 1104.

Распространение. Вьетнам: Хоангльеншон (Sapa). — Общ. распр.: Индия, Китай, Тайланд.

3. **Belvisia hymenolepioides (Christ.) Tu comb. nov.** — *Polypodium hymenolepioides* Christ, 1905, Journ. bot. (Paris), 19, 4 : 75; C. Chr. 1906, Index Fil. : 534. — *Hymenolepis hymenolepioides* (Christ) Ching ex C. Chr. et Tard.-Blot, 1939, Notul. syst. (Paris), 8, 4 : 185; Tard.-Blot et C. Chr. 1941, in Lecomte, Fl. gén. Indo-Chine, 7, 9 : 452.

Тип (typus): «Vietnam, Annam: vallée du Song Gianh, R. P. L. Cadière n° 97» [P].

Исследованные образцы (specimina examinata). Phu khanh: Nhatrang, col des Nuages près Tourane, Poilane, n° 7937.

Распространение. Вьетнам: Биньтитхен (Song Gianh, Balong); Фуханъ (Nuages).

4. *Belvisia revoluta* (Blume) Copel. 1947, Gen. Fil. : 192; Holttum, 1954, Fl. Mal. 2 : 155, fig. 67; Pic. Ser. 1965, Index Fil., Suppl. 4 : 40. — *Hymenolepis revoluta* Blume, 1828, Enum. pl. Javae : 201; C. Chr. 1929, Dansk bot. arkiv, 6, 3 : 68, fig. 1; Tard.-Blot et c. Chr. 1941, in Lecomte, Fl. gén. Indo-Chine, 7, 9 : 452. — *Macroplethus revolutus* (Blume) Tagawa, 1942, Acta phytotax. geobot. (Kyoto) 11 : 234.

Тип (typus): «Java, leg. Blume».

Исследованные образцы (specimina examinata). Phukhanh: Nhatrang, forêt 1500 m alt., entre Dram et Gianglo, 25 VI 1922, M. Poilane, 4064.

Распространение. Вьетнам: Фуханъ (Nhatrang); Ламдонг (Dalat, Langbian). — Общ. распр.: Индонезия, Малайя, Филиппины, Таиланд, Китай.

ЛИТЕРАТУРА

Christensen C. (1929). Taxonomic fern studies I—II. Dansk Bot. Arkiv, 6, 3 : 55—70. — Copeland E. B. (1947). Genera Filicum. Waltham, Mass. U. S. A. — Holttum R. E. (1954). A revised Flora of Malaya, 2 (Ferns of Malaya). Singapore. — Kaulfuss G. F. (1824). Enumeratio Filicum. Lipsia, Caroli Cnobloch. — Mirbel G. F. (1802). Histoire naturelle végétation, 3 : 473. — Pichi-Sermolli R. E. G. (1977). Tentamen Pteridophytorum genera in taxonomicum ordinem redigendi. Webbia, 31, 2 : 313—525. — Presl K. B. (1849). Epimeliae botanicae : 54, Pragae. — Tardieu-Blot, C. Christensen. (1941). Polypodiacées, in: Lecomte. Flore générale de l'Indo-Chine, 7, 9 : 451—454.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 22 V 1979.

УДК 582 : 633.527.2

Л. К. Иванюкович, Ю. А. Доронина

СЕКЦИОННОЕ ДЕЛЕНИЕ РОДА *SORGHUM* MOENCH (*POACEAE*)

L. K. IVANYUKOVICH, YU. A. DORONINA. SECTIONAL DIVISION OF THE GENUS *SORGHUM* MOENCH (*POACEAE*)

Дается новое секционное деление рода *Sorghum* Moench. Приводятся 7 секций рода *Sorghum*, четыре из которых представляют новые комбинации, предложенные авторами.

В результате изучения живой и гербарной коллекций сорго Всесоюзного научно-исследовательского института растениеводства им. Н. И. Вавилова мы внесли некоторые дополнения в существующую схему классификации рода *Sorghum* Moench, данную Сноуденом (Snowden, 1935).

Помимо двух секций, предлагаемых Н. Н. Цвелевым (1976) для видов рода *Sorghum*, встречаемых во флоре СССР, — *Blumenbachia* (Koel.) Tzvel. и *Sorghum*, мы выделяем в роде *Sorghum* еще пять секций: sect. *Arundinacea* (Snowd.) Ivanjuk. et Doron., sect. *Drummondii* (Snwod.) Ivanjuk. et Doron., sect. *Parasorghum* Snowd., sect. *Chaetosorghum* (Garber) Ivanjuk. et Doron. и sect. *Heterosorghum* (Garber) Ivanjuk. et Doron.

1. Sect. *Blumenbachia* (Koel.) Tzvel. 1973, Новости сист. высш. раст. 10 : 79. — *Blumenbachia* Koel. 1802, Descr. Gram. : 29. — *Sorghum* sect. *Eu-Sorghum* subsect. *Halepensia* Snowd. 1935, Kew Bull. : 222; Snowd. 1936, Cult. Races *Sorghum* : 20; Snowd. 1955, Wild *Sorghums*: 194; Celarier, 1958, Cytology, 23 : 408. — *Sorghum* subgen. *Eu-Sorghum* (Stapf) Garber, 1950, Univ. Calif. Publ. Bot. 23, 6 : 323, quoad *S. halepense* et *S. almum*.

Многолетние растения с ползучими подземными корневищами, с веточками метелки при плодах, распадающимися по сочленениям на членики.

Т и п: *S. halepense* (L.) Pers.

Секция включает также виды *S. miliaceum* (Roxb.) Snowd., *S. controversum* (Steud.) Snowd., *S. almum* Parodi, *S. randolphianum* Parodi (у всех 2n=40), *S. propinquum* (Kunth) Hitchc. (2n=20).

2. **Sect. *Arundinacea* (Snowd.) Ivanjuk. et Doron. comb. nov.** — *Sorghum* sect. *Eu-Sorghum* subsect. *Arundinacea* Snowd. 1935, l. c. : 222, quoad ser. *Spontanea*; Snowd. 1936, l. c. : 20; Snowd. 1955, l. c. : 195. — *Sorghum* sect. *Sorghum* Цвелев, 1976, Злаки СССР: 698, quoad *S. sudanense*.

Многолетники без ползучих корневищ или однолетники с ломкими веточками метелки, распадающимися при плодах под обоеполыми (сидячими) колосками.

Т и п: *S. arundinaceum* (Desv.) Stapf.

Сюда относятся 18 диких видов: *S. virgatum* (Hack.) Stapf, *S. lanceolatum* Stapf, *S. sudanense* (Piper) Stapf, *S. arundinaceum* (Desv.) Stapf, *S. vogelianum* (Piper) Stapf, *S. verticilliflorum* (Steud.) Stapf, *S. elliotii* Stapf, *S. panicoides* Stapf, *S. aethiopicum* (Hack.) Rupr. ex Stapf, *S. macrochaeta* Snowd., *S. somaliense* Snowd., *S. pugionifolium* Snowd., *S. brevicarinatum* Snowd., *S. usambarense* Snowd., *S. castaneum* Hubbard et Snowd., *S. niloticum* (Stapf ex Piper) Snowd., *S. hewisonii* (Piper) Longley, *S. stapfii* (Hook. f.) Fischer (2n=20).

3. **Sect. *Drummondii* (Snowd.) Ivanjuk. et Doron. comb. nov.** — *Sorghum* subser. *Drummondii* Snowd. 1935, l. c. : 223; Snowd. 1936, l. c. : 27.

Однолетние сорные травы с неломкими веточками метелки, с обоеполыми колосками, при плодах неопадающими.

Т и п: *S. drummondii* (Steud.) Millsp. et Chase.

Сюда относятся также *S. nitens* (Busse et Pilg.) Snowd., *S. aterrimum* Stapf (2n=20).

4. Sect. *Sorghum*; Цвелев, 1976, Злаки СССР: 698, excl. *S. sudanense*. — *Sorghum* sect. *Eu-Sorghum* subsect. *Arundinacea* Snowd. 1935, l. c. : 222, excl. ser. *Spontanea*: Snowd. 1936, l. c. : 20.

Тип: *S. bicolor* (L.) Moench.

Однолетние культивируемые травы; зрелые зерновки длиннее несомкнутых колосковых чешуй или равны им по длине (колосковые чешуи в этом случае сомкнутые или несомкнутые).

Данная секция включает серии *Bicoloria*, *Caffra*, *Durra*, *Nervosa*, *Guineensia* (2n=20).

5. Sect. *Parasorghum* Snowd. 1935, l. c. : 222. — *Sorghum* subgen. *Parasorghum* (Snowd.) Garber, 1950, Univ. Calif. Publ. Bot. 23, 6 : 324; Celarier, 1958, Cytology, 23 : 396. — *Sorghum* subgen. *Stiposorghum* Garber, 1950, l. c. : 324; Celarier, 1958, l. c. : 396.

Однолетние или многолетние растения, отличающиеся от представителей всех вышеупомянутых секций опушенными узлами (по крайней мере верхними) и неветвящимися главными веточками метелки.

Тип: *S. versicolor* Anders. 2n=10.

Секция включает также виды *S. purpureo-sericeum* Aschers. et Schweinf., *S. intrans* Muell., *S. brevicallosum* Garber, *S. matarakense* Garber et Snyder, *S. stipoideum* Gardner et Hubbard (у всех 2n=10); *S. nitidum* Pers. (2n=10, 20); *S. leiocladum* Hubbard, *S. trichocladum* Garber et Snyder, *S. australiense* Garber et Snyder, *S. timorense* Buese ex De Vriese (у всех 2n=20); *S. plumosum* Beauv. (2n=20, 30).

6. **Sect. *Chaetosorghum* (Garber) Ivanjuk. et Doron. comb. nova.** — *Sorghum* subgen. *Chaetosorghum* Garber, 1950, Univ. Calif. Publ. Bot. 23, 6 : 323; Celarier, 1958, Cytology : 396.

Однолетние растения; главные веточки метелки неветвящиеся, не расположены мутовчато; лодикулы голые; в колосках на ножках тычинки и цветковые чешуи редуцируются, а оставшиеся колосковые чешуи имеют разную длину.

Тип: *S. macrospermum* Garb. (2n=40).

Монотипная секция.

7. **Sect. *Heterosorghum* (Garber) Ivanjuk. et Doron. comb. nova.** — *Sorghum* subgen. *Heterosorghum* Garber, 1950, Univ. Calif. Publ. Bot. 23, 6 : 323; Celarier, 1958, Cytology : 396.

Однолетние растения; главные веточки метелки ветвящиеся, расположены мутовчато; лодикулы реснитчатые; в колосках на ножках тычинки и цветковые чешуи редуцируются, а оставшиеся колосковые чешуи имеют почти равную длину.

Тип: *S. laxiflorum* Bailey (2n=40).

Монотипная секция.

ЛИТЕРАТУРА

Цвелев Н. Н. (1976). Злаки СССР. — Celarier R. P. (1958). Cytotaxonomy of the *Andropogoneae*. III. Subtribe *Sorgheae*, Genus *Sorghum*. Cytologia, 23. — Garber E. (1950). Cytotaxonomic studies in the genus *Sorghum*. Univ. Calif. Publ. Bot. — Snowden J. D. (1935). Classification of the cultivated sorghums. Bull. Misc. Inform. 5. — Snowden J. D. (1936). The cultivated races of *Sorghum*. London. — Snowden J. D. (1955). Wild fodders sorghums of the section *Eu-Sorghum*. London.

Всесоюзный научно-исследовательский институт растениеводства им. Н. И. Вавилова, Ленинград.

Получено 13 XI 1978.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 581 : 253 : 502.7 (47+57)

А. А. Крауклис, Ю. П. Михайлов

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ТАЙГИ И ОХРАНА СРЕДЫ

A. A. KRAUKLIS, Yu. P. MIKHAILOV. TAIGA VEGETATION AND NATURE CONSERVATION

Роль тайги в биосфере громадна, так как она — мощный регулятор динамического равновесия последней. Эта роль обусловлена закономерностями процессов биогеоценотического метаболизма в тайге и в первую очередь их замедленностью и колебаниями во времени. Наряду с этим тайга — источник разнообразных ресурсов и благ, неумеренное использование которых может подорвать экологическую роль тайги и истощить ее ресурсы, поэтому необходима разработка основ рационального пользования богатствами тайги, а это в свою очередь требует дальнейшего всестороннего ее изучения.

Вопросы рационального использования тайги, и прежде всего ее растительного покрова, в течение многих лет являются предметом комплексных исследований Института географии Сибири и Дальнего Востока СО АН СССР. Одно из направлений этих исследований — экспериментальная работа на географических стационарах, расположенных в характерных ландшафтах Западной и Восточной Сибири. Второе направление — обзорное тематическое картографирование, включающее составление карт природы (в первую очередь геоботанических и ландшафтных), населения и хозяйства. Третье направление — разработка региональных социально- и экономико-географических вопросов, связанных с формированием и развитием важнейших производственно-территориальных комплексов.

Эти направления исследований, как по отдельности, так и вместе взятые, неоднократно обсуждались в Научном совете СО АН СССР по комплексному освоению таежных земель, которым руководил академик В. Б. Сочава.

Географический подход к охране природной среды предполагает рассмотрение и оценку участия таежной растительности в функционировании геосистем трех уровней — локального (топологического), регионального и глобального (Сочава, 1978б). И хотя при работе над данной проблематикой делается особый упор на экспериментальное изучение таежных биогеоценозов (элементарных геосистем), осуществляемое главным образом на топологическом уровне, логика исследований неминуемо ведет к синтезу получаемых результатов, показывающих участие тайги в жизнедеятельности глобальной экосистемы.

Средообразующая роль таежной растительности определяется уже тем, что тайга относится к числу самых крупных растительных подразделений суши. На нее приходится 8% площади всей суши, а если считать от величины территории, занятой более или менее развитым растительным покровом за вычетом арктических и аридных пустынь, нивального пояса высокогорий и т. п., то — 15%. Но доля участия тайги в процессах глобального метаболизма и гомеостазиса выше ее удельного веса в растительном покрове земли. Объяснение этого факта лежит в самой природе тайги.

Тайга — это северная периферия умеренного пояса, примыкающая к Субарктике. Это континентальный тип ландшафта, не получивший развития в океаническом — южном — полушарии и редуцированный на побережьях с сильно выраженным океаническим режимом в северном полушарии.

Одно из самых характерных свойств природного режима тайги — резко выраженная инсоляционно-термическая сезонность протекающих в ландшафте процессов. В целом годовая амплитуда температуры воздуха в тайге значительно больше, чем суточная. Контрастность сезонных состояний вызвана главным образом сильным зимним охлаждением деятельного слоя и сравнительно высокой интенсивностью притока к нему тепла в летнее время. Однако накопившийся за зиму холод в виде сезонной мерзлоты почвы оказывает заметное влияние на природные процессы почти вплоть до летнего солнцестояния, ограничивая тем самым возможность использования биотой солнечной энергии в первой половине теплого периода. Вследствие такого сезонного состояния теплообеспеченности тайга в глобальной системе атмосферной циркуляции является преимущественно «потребителем» тепла. В свою очередь из-за большой продолжительности холодного сезона года в тайге сокращены физическое испарение и транспирация, что обеспечивает ей роль одного из крупнейших резервуаров свободной пресной воды и поставщика последней в планетарную геосистему.

Тайга как тип ландшафта — сравнительно молодое образование. Но этого нельзя сказать о главных репрезентантах — хвойных деревьях. Господство голосемянных, в эволюционном смысле уже переживших век расцвета в триасе и юре (Лесные ресурсы. . ., 1960; Жизнь растений, 1978, и др.), обусловливает определенные особенности во взаимосвязях растений в таежных сообществах и во взаимодействии последних со средой.

Некоторые исследователи отмечают относительную примитивность сосудистой системы хвойных. Их проводящие ткани оказывают большое сопротивление движению влаги из корней к фотосинтезирующим частям. Из-за этого хвойные нуждаются в легко доступной почвенной влаге в период вегетации и в условиях, ограничивающих транспирацию, причем взаимоотношения между растениями в таежных сообществах во многом определяются конкуренцией за влагу (Карпов, 1969). Значительная потребность во влаге у хвойных сочетается с ксероморфностью морфологического строения. Последнее позволяет хвойным переносить продолжительные неблагоприятные периоды года, пребывая в физиологически пассивном состоянии. Важно также, что увлажнение в летний период, столь необходимое для активной жизнедеятельности наиболее типичных представителей таежных лесов — видов ели, пихты, кедровых сосен, в большой степени обеспечивается за счет зимних осадков.

Относительная филогенетическая примитивность хвойных заключается еще и в том, что им присуща невысокая зольность (Перельман, 1975). Хвойным в процессе своей жизнедеятельности вполне достаточно небольших концентраций элементов минерального питания в почвенных растворах. В тайге, где гидротермические условия стимулируют вынос подвижных соединений, такая способность тоже дает большое преимущество; столь скромным минеральным питанием не могут довольствоваться многие представители покрытосемянных, в особенности из числа культурных растений.

Таежный лес одновременно выступает и мощным геохимическим барьером, закрепляющим химические элементы в живом веществе (Перельман, 1975). Он препятствует вымыванию из почв гумидных и семигумидных областей планетарного запаса дефицитных химических элементов, которые связывались в живом веществе в ходе эволюции биосферы и крайне нужны всему живущему на земле (Пономарева, 1976). В тайге создается большой запас биомассы, количественно вполне сопоставимый с таковым в лесных биогеоценозах других природных зон (Родин, Базилевич, 1965). При этом тайга характеризуется весьма медленным оборотом органиче-

ского вещества, что периодически вызывает явление, которое может рассматриваться как своеобразная биогенная стагнация геосистем. Так, накапливающаяся на поверхности почвы большая масса медленно разлагающихся стволов предшествующих поколений древостоев и других растительных остатков частично начинает замещать почву, ограничивая участие последней в биологическом обороте минеральных элементов. Это благоприятствует разрастанию мохового покрова, в большой мере вытесняющего из сообществ травянистые растения. Мхи как самая примитивная группа среди высших растений сильно нуждаются в свободной влаге, но могут обходиться скудным минеральным питанием. Слой отмершего органического вещества и моховый покров ослабляют аэрацию почвы, резко сокращают влаго- и теплообмен между атмосферой и минеральным субстратом. Вследствие этого даже в местоположениях с хорошими условиями естественного дренажа могут появляться некоторые признаки заболачивания, а также многолетняя мерзлота в почве.

Мхи как жизненная форма становятся наиболее мощным фактором в гидроморфных условиях на обедненных минеральных субстратах. Здесь мхи — эдификаторы, и под их влиянием стагнация переходит в свою завершенную и необратимую форму — моховые болота, где средообразующая роль принадлежит организмам, жизненная сила которых заключается не столько в способности вовлекать, глубоко перерабатывать и фиксировать химические элементы из минерального субстрата, сколько в давлении на среду своей влагонакапливающей массой, причем главным образом мертвой.

Особенность работы биосферы, как отмечал академик С. С. Шварц (1976), состоит в превышении процессов продукции над деструкцией, создания над распадом. Благодаря такой направленности глобальных природных процессов на Земле в ее атмосфере появился кислород, создались современная концентрация кислорода и углерода и их сбалансированная система круговорота. Поддержание этого баланса и следует иметь в виду в первую очередь, когда говорят о глобальном аспекте охраны природной среды. В тайге скорость распада органического вещества, т. е. окислительных процессов, невысока, поэтому часть вырабатываемого таежной растительностью свободного кислорода поступает на баланс глобальной экосистемы. Именно поэтому тайга участвует в гомеостазе глобальной атмосферы, несмотря на в 2—3 раза меньшую фотосинтетическую активность, вероятно, даже более деятельно, нежели тропический лес, в котором репродуцируемый кислород, как отмечают ряд авторов (Добреев, 1977; Чертов, 1977, и др.), расходуется на интенсивно протекающие процессы окисления. В этом мы видим одно из главных средообразующих свойств тайги и таежной растительности в глобальных масштабах.

С замедленностью окислительных процессов, вызывающих накопление больших масс мертвого органического вещества, связано и другое весьма важное глобальное средообразующее свойство тайги. Лесная подстилка, как и верховые болота, обладает способностью не только удерживать, но и наилучшим образом очищать воду. Этот факт, отмеченный еще академиком В. И. Вернадским (1934), был впоследствии подтвержден работами С. Д. Муравейского (1948), А. А. Молчанова (1973) и многих других советских и иностранных ученых (Гидрологические исследования. . ., 1970; Доклады иностранных ученых. . ., 1970, и др.). На высокое качество воды, получаемой с облесенных водосборов, указывает Дж. Ротачер (Доклады иностранных ученых. . ., 1970).

Определенную роль в биогеоценозах тайги играют также лиственные деревья, кустарники, травянистые растения — представители покрытосемянных. Воздействие этих компонентов на биогеоценозы в целом заключается в активизации оборота органического вещества (но в то же время нередко и усиление деятельности абиотических факторов). При естественных условиях в тайге покрытосемянные находятся в подчиненном положении, но обычно становятся временными эдификаторами после лесных пожаров, рубок и многих других нарушений растительного покрова.

В течение восстановительных сукцессий, когда в сообществах господствуют травянистые растения и мелколиственные деревья, биогеоценотический метаболизм во многом определяется свойствами покрытосемянных. Среди последних немало видов, которые своим ежегодным опадом способствуют обогащению почвы элементами минерального питания, улучшению ее физико-химических свойств и в целом — интенсификации метаболизма. Поэтому наиболее высокий уровень продуктивности биомассы в тайге может быть именно на последних стадиях восстановительного процесса, конечно, если в ходе этого процесса не мобилизовались чрезмерно разрушительные абиотические силы. Последействие интенсификации метаболизма может сказываться на дальнейших стадиях, когда эдификаторами опять становятся хвойные.

С активизацией биогеоценотического метаболизма связано сельскохозяйственное освоение тайги. Подобные меры необходимы и в лесном хозяйстве. Однако это может вступить в явное или скрытое противоречие с глобальными средообразующими функциями тайги, которые, как показано выше, во многом определяются биогенной стагнацией. Для разрешения этого противоречия существенное значение имеет изучение естественной временно́й упорядоченности совершающихся в тайге природных процессов. С такой точки зрения особого внимания заслуживает исследование средообразующей роли смен растительного покрова.

В свое время Б. А. Ивашкевич (1929) обратил внимание на спонтанные смены, возбуждаемые внутриценотическими взаимоотношениями разных видов и возрастных поколений. Работы многих исследователей показали, что очень часто в таежных лесах естественное возобновление идет неравномерно; имеют место вспышки возобновления, разделяемые периодами, когда молодое поколение сильно угнетается господствующим пологом древостоя. Это порождает также периодические колебания возрастного состава эдификаторного полога (Колесников, 1956; Фалалеев, 1964; Розенберг, 1972, и др.) и неравномерность процесса отмирания деревьев, реализовавших свой биологический потенциал. Вместе с этим происходит и перестройка взаимоотношений между главнейшими компонентами фитоценозов тайги — между хвойными, покрытосемянными и мхами, причем не исключается возможность периодического изменения видового состава также эдификаторного яруса. Такого рода смены в значительной мере можно рассматривать как проявление особенностей экологической саморегуляции биотических сообществ тайги, а разные стадии смен — соответственно как переменные состояния, выполняющие определенные (хотя и очень мало изученные к настоящему времени) естественные функции в сохранении таежного ландшафта.

Спонтанные эндогенные смены сложно переплетаются с сукцессиями, которые возникают в результате воздействий на биоту или среду ее обитания, в частности после лесных пожаров, поэтому в неосвоенной тайге элементарная геосистема, если ее представить во времени, — это цепь множества закономерно чередующихся биогенных состояний, среди которых особенно контрастными являются выше упомянутые стадии относительной активизации и стагнации (Природные режимы. . ., 1975). В числе остальных состояний надо назвать стадии нормализации взаимоотношений между разными видами и возрастными поколениями, а также процессов биогеоценотического метаболизма, что наблюдается, например, в темнохвойных таежных сообществах, когда эдификаторную роль в них выполняет ярус деревьев спелого возраста. Однако это состояние не означает прекращения естественных смен. В силу динамических взаимоотношений между составляющими геосистему, а также колебаний условий абиотической среды изменения состояния геосистем продолжаются.

Итак, общая замедленность процессов биогеоценотического метаболизма и периодические изменения его характера — один из ведущих факторов, определяющих и обеспечивающих постоянное возобновление наиболее ценных естественных ресурсов тайги и ее экологическую устойчивость. Это обусловлено, с одной стороны, своеобразным режимом поступления

дефицитного здесь тепла, с другой — особенностями биологической организации характерных для тайги эдификаторных растений и сопутствующих им представителей биоты.

При антропогенных воздействиях изменяется естественная упорядоченность совершающихся в биогеоценозах процессов. Более того, создаются состояния, не свойственные спонтанной временно́й структуре функционирования биогеоценозов (пашни, сенокосные и пастбищные угодья, лесные культуры). Отсюда следует, что рациональное природопользование должно возмещать с помощью технических мероприятий функции, выполняемые для сохранения природных биогеоценозов стадиями активизации, нормализации, стагнации. Эта проблема особенно актуальна тогда, когда планируется существенное повышение производительной способности таежных земель, поэтому определение их хозяйственного потенциала и перспектив использования в значительной мере сводится к решению вопроса: при какой временной структуре функционирования данной геосистемы она наиболее рентабельна?

С этой точки зрения таежные земли можно подразделить на следующие основные категории: 1) земли, на которых целесообразно по возможности наиболее полно сохранить биогеоценозы в естественном состоянии, — заповедники, водоохранные леса, охотничьи угодья и т. п; 2) лесные угодья, в которых поддерживаются восстановительные сукцесии, — лесохозяйственное и лесопромышленное использование территории; 3) земли, на которых восстановительные смены прерываются уже на начальных стадиях сукцессий, — площади, занятые экстенсивным сельским хозяйством; 4) земли, находящиеся под природно-техническими системами (промышленная, жилищная, транспортная застройка), под сельским хозяйством и т. д.

Естественно, что хозяйственные интересы требуют, чтобы расходы на содержание земель в хорошем состоянии и на сохранение их природного потенциала были минимальными, причем эти функции по возможности выполнялись бы силами самой природы, т. е. путем искусственно стимулируемой саморегуляции.

Достижение этой цели во многом зависит от локализации в ландшафте земель разных категорий, от оптимального территориального соотношения этих категорий. Не обсуждая этой преимущественно географической проблемы, отметим только, что в культурных таежных ландшафтах, где в большинстве случаев преобладающими будут земли второй из вышеназванных категорий, т. е. лесопромышленного использования, особенно важно выполнить еще одно требование — поддерживать одновременное существование всех важнейших биогенных состояний, причем равномерно рассредоточенных по территории. Смысл этого требования — обеспечить стабильный запас лесной продукции в пределах ландшафта, предотвратить массовое размножение вредителей, часто связанное с некоторыми восстановительными стадиями леса, особенно если эти стадии на местности представлены в виде обширных сплошных массивов.

Из сказанного видно, что для защиты природной среды необходимо весьма осторожно и предусмотрительно планировать масштабы и интенсивность использования таежных пространств. В. Б. Сочава (1978а) считает, что и в отдаленном будущем не менее трети площади всех таежных лесов должно оставаться в спонтанном состоянии.

В настоящее время все чаще приходится убеждаться, что лесные ресурсы тайги не беспредельны, в том числе и на территории к востоку от Урала. Как недавно отметил заместитель министра лесного хозяйства РСФСР Р. В. Бобров (1978), здесь площадь с запасом 100—150 м³/га составляет 55%, а площадь высокобонитетных лесов (больше 200 м³/га) — только 7%. При этом большинство легкодоступных массивов уже включено в лесосырьевые базы и достаточно хорошо освоено.

Следовательно, средообразующая роль тайги становится чрезвычайно важной. Это особенно относится к горной тайге, на долю которой у нас в стране и на Земле в целом приходится более трети всей ее площади.

Лес в горных условиях — внеконкурентная с точки зрения поддержания природной среды в нормальном состоянии растительная группировка, так как здесь размывающая сила текущих вод особенно велика и вынос мелкозема и минеральных веществ из почвогрунтов при уничтожении лесной растительности может приобретать катастрофический характер. Восстановление же лесов здесь особенно затруднительно. Не будет, вероятно, большой ошибкой считать, что до четверти горных лесов после их сведения не восстанавливается вовсе, а если и восстанавливается, то очень медленно. Образ пустыни у нас всегда ассоциируется с природными районами юга, однако пустыни образуются и в таежной зоне. Только на территории Бурятской АССР, целиком лежащей в зоне горной тайги, учтены десятки тысяч гектаров развеваемых песков (Иванов, 1966). Эоловые пески на месте сведенных лесов получают все более заметное распространение и в других районах таежной зоны, в частности в Западной Сибири и европейской части СССР. Естественны и результаты — резкое нарушение гидрологического режима на значительных территориях, вплоть до практически полного исчезновения многих речек и ручьев и т. п.

Какова же участь тайги, что ее ожидает в ближайшем и более отдаленном будущем? К сожалению, дать обоснованный прогноз в настоящее время наука не может.

Однако бесспорно то, что все усиливающийся антропогенный пресс на таежные леса будет сильнее сказываться на их средообразующих функциях. Связано это прежде всего с тем, что как в нашей стране, так и за рубежом продолжают расти потребление древесины и спрос на нее. Средний ежегодный темп возрастания заготовок древесины составляет за последние 20 лет 53 млн. м^3 в год, а общий объем лесозаготовок за этот же период увеличился более чем на 1 млрд. м^3, т. е. более чем на 26% (Мировые проблемы. . ., 1976).

И хотя в это же самое время вдвое возросла площадь искусственно посаженных лесов, рост площадей под лесными культурами и естественно восстанавливающимися лесами в целом намного отстает от темпов сокращения лесопокрытой площади.

По мнению В. Б. Сочавы (1973), современная площадь лесов на земном шаре, равная, по данным ФАО, к началу 70-х годов примерно 3.8 млрд. га (Лесные ресурсы. . ., 1960), составляет в сравнении с доисторическим временем менее половины лесопокрытой площади.

На значительной части лесных земель после сведения леса он уже не восстанавливается. Следует констатировать повсеместно проявляющуюся тенденцию к сокращению площадей лесов. Отмеченная тенденция сохранится не только в ближайшее время, но и в отдаленном будущем. По оценке VII мирового лесного конгресса, потребление древесины возрастет с 2.4 млрд. м^3 в 1970 г. до 4.8 млрд. м^3 к 2000 г., т. е. в 2 раза. По другим оценкам объем потребления древесины в 2000 г. должен увеличиться до 7 млрд. м^3 в год и даже более (Мировые проблемы. . ., 1976, с. 76), т. е. если в 1970 г. лес вырубался на площади более чем в 15 млн. га ежегодно, то к 2000 г. площадь годичной лесосеки по грубому подсчету должна возрасти по меньшей мере до 30 млн. га, что будет составлять примерно 1.5% площади продуктивных лесов мира, которая равна 2.2 млрд. га. Следовательно, к 2000 г. заготовка древесины практически достигнет или даже превысит размер годичного прироста, т. е. критического объема для лесов всей планеты. При этом можно утверждать, что тайга есть и останется в будущем основной «лесной нивой», с которой человечество собирало и будет собирать урожай наиболее ценной хвойной древесины. Именно поэтому в составе экспорта лесных материалов (сумма вывоза всех стран) материалы из хвойных пород составляют по ориентировочным подсчетам от 55 до 60%, несмотря на то что леса с преобладанием хвойных занимают только около 33% площади лесов Земли.

Поскольку СССР располагает более чем половиной мирового запаса хвойной древесины (а спрос на нее особенно велик), следует ожидать дальнейшего усиления пресса лесоэксплуатации на наши таежные леса, осо-

бенно в южной и в меньшей степени в средней тайге. Такая перспектива ставит перед лесоведением, геоботаникой, географией и рядом других смежных дисциплин целый ряд задач практического и теоретического характера.

Тайга — источник не только древесины, но и множества других предметов потребления: пищевых продуктов, лекарственного и технического растительного сырья, пушнины, мяса диких животных, дичи и невесомых полезностей. Ресурсоведы считают, что стоимость этих и других ресурсов в некоторых типах леса намного превышает стоимость древесины (Обозов, 1964). Но особенно важно, чтобы тайга навечно осталась источником ресурсов среды. И поскольку на территории нашей страны находится более половины площади таежных лесов мира, то именно советская наука в наибольшей степени заинтересована в том, чтобы восполнить пробелы в знаниях о природе тайги. Без комплексного углубленного и дифференцированного изучения лесов по зонам, регионам, природно-территориальным комплексам и типам в их связи с окружающей средой, т. е. с позиций экологического, фитоценотического, функционального и географического подходов, без исследований по специальным комплексным программам решить эту задачу нельзя. Для проведения таких исследований необходимо дальнейшее расширение сети специальных ключевых участков, или эталонов. Ясно, что по экономическим, организационным и многим другим причинам число их не может быть столь большим, как хотелось бы. Тем не менее, как это уже отмечалось Б. П. Колесниковым и Л. В. Поповым (1973), их должно быть столько, чтобы они могли репрезентативно представлять все основные типы элементарных геосистем каждого из географических регионов тайги, чтобы в ходе обобщения результатов изучения можно было использовать номографический подход.

Выбор репрезентативных эталонных участков и последующая экстраполяция полученных здесь результатов исследований на более крупные регионы тайги целесообразны только при наличии материалов сплошного среднемасштабного изучения всей площади тайги. Альтернативой перспективы истощения таежных лесов и ущерба ее средообразующей роли в географической оболочке должно стать многоцелевое лесное хозяйство, о котором писал П. В. Васильев (1973). Это хозяйство, как мы считаем, должно быть не только многоцелевым, но в то же время и специализированным.

Уже сейчас надо правильно наметить перспективы использования территории тайги таким образом, чтобы она могла успешно выполнять эти функции в будущем. Естественно, что решающая роль при этом отводится лесному хозяйству, которое должно быть нацелено не только на древесину, но и на воду, на усиление санитарно-гигиенической и других экологических и средообразующих функций. Нужно при этом заметить, что создание многоцелевых хозяйств в таежных лесах, сохранение за ними важнейших экологических и средообразующих функций, видимо, невозможно без соблюдения одного непременного условия, а именно высокой, по крайней мере на уровне, весьма близком к современному, лесистости в таежной зоне. Успешность выполнения всех этих функций находится в прямой зависимости от абсолютных и относительных размеров пространства, занятого лесами. Таким образом, сама лесная территория, само таежное пространство приобретает характер и ценность ресурса. И об этом неукоснительно должны помнить и исследователи, и все те, чья деятельность прямо или косвенно связана с использованием лесов и их ресурсов.

В заключение уместно отметить, что при изучении средообразующих функций леса основное внимание сосредоточивается обычно, как отмечали Н. В. Дылис и А. И. Уткин (1977), на характеристике параметров среды конкретных лесных биогеоценозов. Между тем в проблеме сохранения окружающей среды первостепенная роль должна принадлежать оценке влияния лесных массивов на соседние нелесные территории. Эта мысль тем более верна, когда речь идет об изучении и оценке роли леса и тайги в глобальных масштабах.

ЛИТЕРАТУРА

Бобров Р. В. (1978). Освоение лесов Сибири и Дальнего Востока. Лесное хозяйство, 5. — Васильев П. В. (1973). Лес и будущее. — Вернадский В. И. (1934). История материалов земной коры. II. История природных вод, 11. — География лесных ресурсов земного шара. (1960). — Гидрологические исследования в лесу. (1970). — Добреев О. П. (1977). Ресурсы свободного кислорода биосферы. Природа, 4. — Доклады иностранных ученых на международном симпозиуме по влиянию леса на внешнюю среду. (1970). — Дылис Н. В., А. И. Уткин. (1967). Лесная биогеоценология (достижения и перспективы). Лесоведение, 5. — Жизнь растений. (1978). — Иванов А. Д. (1966). Эоловые пески Западного Забайкалья и Прибайкалья. — Ивашкевич Б. А. (1929). Девственный лес, особенности его строения и развития. Лесное хозяйство и лесная промышленность, 10 : 36—44; 11 : 40—47; 12 : 41—45. — Карпов В. Г. (1969). Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. — Колесников Б. П. (1956). Кедровые леса Дальнего Востока. (Тр. Дальневосточного филиала АН СССР, сер. биологическая, II/IV). — Колесников Б. П., Л. В. Попов. (1973). Эталоны коренных таежных местностей, желательная их дислокация и проблемы изучения. В кн.: Эталонные участки природы тайги. Мат. IV расширен. заседания научн. совета СО АН СССР по комплексному освоению таежных территорий. Иркутск.—Лесные ресурсы земного шара. (1960). — Мировые проблемы лесного хозяйства. (1976). — Молчанов А. А. (1960). Гидрологическая роль леса. — Молчанов А. А. (1973). Влияние леса на окружающую среду. — Муравейский С. Д. (1948). Роль географических факторов в формировании географических комплексов. Вопросы. географии, 9. — Обозов Н. А. (1964). Побочное пользование в лесах. — Перельман А. И. (1975). Геохимия ландшафта. — Пономарева В. (1976). Жизнь леса. Наука и жизнь, 7. — Природные режимы и топогеосистемы приангарской тайги. (1975). — Родин Л. Е., Н. И. Базилевич. (1965). Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности. — Розенберг В. А. (1972). Природа и основы использования пихтово-еловых лесов Сихотэ-Алиня. В кн.: Использование и воспроизводство лесных ресурсов Дальнего Востока, V. Хабаровск. — Сочава В. Б. (1973). Лес. БСЭ. 3-е изд., 14. — Сочава В. Б. (1978а). Геосистемы тайги и проблемы сотворчества человека с таежной природой. В кн.: Тайга в глобальной экосистеме Земли. Иркутск. — Сочава В. Б. (1978б). Введение в теорию геосистем. — Уэнтел Кэмп. (1960). Леса в прошлом и настоящем. Лесные ресурсы земного шара. — Фалалеев Э. Н. (1964). Пихтовые леса Сибири и их комплексное использование. — Чертов О. Г. (1977). Почвенно-экологическая структура, динамика, оценка и оптимизация лесных земель. Автореф. докт. дис. Тарту. — Шварц С. С. (1976). Эволюция биосферы и экологическое прогнозирование. Мир. науки, XX, 2.

Институт географии Сибири
и Дальнего Востока СО АН СССР,
Иркутск.

Получено 28 I 1979.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 581.9 (47+57)

РОЗА ЕФИМОВНА ЛЕВИНА
(К 70-летию со дня рождения)

V. F. VOYTENKO, N. P. STARSHOVA. ROZA EFIMOVNA LEVINA (TOWARDS 70TH BIRTHDAY)

Исполнилось 70 лет со дня рождения и 45 лет научно-педагогической и общественной деятельности доктора биологических наук профессора Розы Ефимовны Левиной.

Р. Е. Левина родилась 26 августа 1908 г. в г. Нежине в семье служащего. В 1927 г., окончив среднюю школу, она поступила в Воронежский государственный университет (ВГУ), естественное отделение которого закончила в 1931 г. После этого Роза Ефимовна непродолжительное время работала в г. Новозыбкове (Брянская обл.) преподавателем биологии рабфака и педагогического техникума.

На формирование Р. Е. Левиной как ученого большое влияние оказал известный советский ботаник Б. М. Козо-Полянский. Под его руководством Р. Е. обучается в аспирантуре (1932—1935 гг.) ВГУ по систематике и географии высших растений. Учебу в аспирантуре она совмещает с работой ассистента. После окончания аспирантуры Р. Е. выполняет большую работу на постах ученого секретаря и заместителя директора НИИ биологии при ВГУ (1935—1937), а позднее — заместителя директора Ботанического сада ВГУ (1937—1939 гг.). В трудный для Сада период становления она много сделала для организации и развертывания работ научного отдела. С 1939 г. Р. Е. работает в должности доцента кафедры высших растений ВГУ.

Успешно начатая педагогическая деятельность Розы Ефимовны была прервана Великой Отечественной войной. Осенью 1941 г. она эвакуируется в г. Куйбышев и работает на авиационном заводе. Возвращается Р. Е. к любимой работе только в январе 1943 г. как доцент кафедры ботаники Ульяновского государственного педагогического института. Этому институту она отдала 35 лет самоотверженного труда. Здесь она трудится и поныне. В институте Р. Е. выросла в прекрасного педагога и крупного ученого.

Уже летом 1943 и 1944 гг. вместе с С. В. Голицыным Р. Е. Левина изучает флору окрестностей Ульяновска, но основным направлением научно-исследовательской деятельности Р. Е. стало изучение способов распространения плодов и семян в эволюционном и экологическом аспектах, начатое еще под руководством Б. М. Козо-Полянского. Она проводит полевые исследования в Ульяновской, Курской, Волгоградской областях, изучая биологию и диссеминацию зачатков сорных, степных и лесных растений, обобщает обширную литературу по этой проблеме. В результате была подготовлена монография «Способы распространения плодов и семян», изданная в 1957 г.

В этой книге по-новому дано определение содержания карпобиологии и предложена оригинальная классификация автохоров, баллистов, анемохоров и в особенности антропохоров, которая впоследствии утвердилась в научной литературе. Показана роль трудовой деятельности чело-

века, который выступает как агент диссеминации, качественно отличный от всех природных агентов. Интересно поставлены вопросы о способах распространения плодов и семян видов — эдификаторов растительного покрова СССР, о приуроченности различных способов диссеминации к определенным фитоценозам. Особое место в книге занимает эволюционный анализ способов диссеминации. Этот труд стал первой в отечественной литературе сводкой, посвященной способам расселения растений. Монография была защищена Розой Ефимовной в качестве докторской диссертации. Она становится признанным специалистом по карпобиологии в нашей стране.

В это же время внимание Р. Е. привлекли наименее разработанные вопросы классификации и номенклатуры плодов. В 1959 г. она публикует руководство «Типы плодов и их классификация». Дискуссия по этой проблеме, организованная морфологической секцией ВБО и перенесенная на страницы «Ботанического журнала», имела широкий резонанс и оказалась полезной для развития отечественной карпологии. В дискуссии Розой Ефимовной были высказаны следующие убедительные и плодотворные теоретические положения:

1) основная характерная черта морфогенеза плодов — параллелизм развития морфологических структур;

2) таксоны карпологической системы должны характеризоваться единством происхождения в морфогенетическом отношении, а не в филогенетическом, и эволюционная классификация плодов, доведенная до рода (подобная задача ставилась некоторыми карпологами), уже не является карпологической, а становится просто филогенетической классификацией цветковых;

3) единицами морфогенетической классификации плодов неизбежно вследствие чрезвычайного параллелизма развития будут сборные конвергентные группы плодов.

Разработанная графически морфогенетическая классификация плодов, предложенная Р. Е. в 1961 г., теперь широко используется благодаря тому, что вошла в авторитетный вузовский учебник ботаники П. М. Жуковского и другие учебники (см., например, «Учебник ботаники» для вузов, изданный в Эстонии).

Ценным вкладом в морфологию растений явилась монография Р. Е. Левиной «Плоды. Морфология, экология, практическое значение», опубликованная в 1967 г.

Широта научного кругозора, острота мышления и аналитический склад ума позволили Р. Е. в дальнейшем успешно развивать и ряд новых направлений в смежных областях ботаники, и в частности по проблеме биологии семенного размножения. Большое место в кругу научных интересов Р. Е. занимают вопросы семенной продуктивности и ритмов плодоношения травянистых растений. Прежде всего ей принадлежит заслуга в разработке методики этих трудоемких исследований, в упорядочении терминологии, относящейся к показателям семенной продуктивности и выделению фаз созревания и рассеивания плодов и семян.

Ряд лет Р. Е. проводила полевые экспериментальные исследования в Центрально-Черноземном заповеднике им. проф. В. В. Алехина. Цикл опубликованных ею работ посвящен ритму плодоношения травянистых многолетников в Стрелецкой степи под Курском. В них выясняется степень устойчивости ритмов, влияние на них погодных условий и фактора сенокошения. Эти исследования приводят Р. Е. к выводу о необходимости изучения биологии и экологии семенного размножения вида как единого процесса, который слагается из строго последовательных и взаимообусловленных этапов: цветения, созревания плодов и семян, диссеминации, прорастания семян и семенного возобновления популяции. Эта идея развивается Р. Е. Левиной в программной работе «О „монографическом“ изучении семенного размножения отдельных видов», а потом и в исследованиях ее учеников. С целью координации работ ботаников по этой проблеме под руководством Р. Е. в Ульяновске были проведены две научные кон-

ференции (1963 и 1966 гг.) и изданы три выпуска сборника «Вопросы биологии семенного размножения» (1965, 1968 и 1974 гг.). Сейчас готовится к печати четвертый выпуск.

Итогом многолетних раздумий о путях развития и дифференциации проблемы биологии семенного размножения явилась последняя монография Розы Ефимовны «Репродуктивная биология семенных растений», завершенная ею в канун славного юбилея и готовящаяся к печати в издательстве «Наука».

От своего учителя Б. М. Козо-Полянского Роза Ефимовна унаследовала широту научных интересов, внимание к важнейшим теоретическим проблемам ботаники. К ним у нее особый интерес, особое пристрастие. Ей по душе афоризм Гёте: «Мыслить интереснее, чем знать . . .»

Все, кто читал работы и слушал устные выступления Р. Е. по проблемам филогении растений, соотношению филогенеза и морфогенеза в эволюции, об эволюционных предпосылках апомиксиса у покрытосемянных растений, о многообразии жизненных циклов растений и их эволюции, единодушны в том, что их отличают оригинальность подхода, четкость позиции, логичность доводов, ясность изложения. Вот почему вполне закономерно, что Роза Ефимовна стала инициатором и главным организатором I Всесоюзной школы по теоретической морфологии растений, которая состоялась в г. Ульяновске летом 1977 г.

Качества ученого у Р. Е. Левиной гармонично сочетаются с чертами талантливого педагога и воспитателя. В течение ряда лет она заведует кафедрой ботаники Ульяновского государственного педагогического института, всемерно способствуя совершенствованию учебного процесса и расширению научно-исследовательской работы кафедры.

Роза Ефимовна — прекрасный лектор. Ее основной и любимый курс — курс систематики растений. Ее лекции оригинальны по содержанию, построению и манере чтения. Они далеко выходят за рамки программы, будят мысль студентов, вызывают интерес к науке, являются своеобразной школой для аспирантов и молодых преподавателей. Р. Е. стремится добиться от студентов не просто усвоения суммы знаний, а учит анализировать их, подниматься над фактами к познанию общебиологических закономерностей. Этой цели служат и написанные ею учебно-методические пособия, которыми пользуются уже много лет в педагогических вузах страны. Это — «Морфология и типы плодов», «Многообразие и эволюция форм размножения растений» (оба пособия выдержали по два издания), «Как работать над материалом по систематике растений». Особо следует назвать «Очерки по систематике растений», в которых в концентрированном виде освещены важнейшие теоретические вопросы систематики растений и ее дискуссионные проблемы. В «Очерках» отчетливо показаны взгляды автора, ее отношение ко многим идеям и теориям в ботанике.

Много сил и энергии Р. Е. Левина отдает разнообразной общественной работе. Она член КПСС с 1953 г. и неоднократно избирается в партийное бюро факультета, депутат горсовета, руководитель философского семинара преподавателей (20 лет!), активный член общества «Знание». Большое внимание Р. Е. уделяет повышению квалификации учителей биологии города и области: читает лекции, принимает участие в организации и проведении научно-практических конференций, выезжает на семинары в сельские школы. Активность ее жизненной позиции — великолепный воспитывающий пример для студентов. Она не жалеет времени для общения с ними, завязывая не только научные споры, но и импровизированные диспуты по вопросам этики, литературы, искусства, музыки.

Интересный собеседник, энергичная и общительная, жизнерадостная и остроумная, деятельная и находчивая, Роза Ефимовна всегда создает высокий жизненный тонус в коллективе.

Внимательно и терпеливо Р. Е. Левина направляет работу начинающих исследователей. Много лет она руководила подготовкой аспирантов. Ее ученики, имеющие ученые степени и звания, ныне работают на трех кафедрах института и в других научных учреждениях. Своим воспитанни-

кам Р. Е. прививает интерес к теоретическим проблемам биологии. Этой цели соответствуют систематические научные семинары (в обиходе называемые «карпологическими средами»), которые недавно отметили 10-летний юбилей. Велико плодотворное влияние Р. Е. на молодых научных работников и начинающих преподавателей.

Нельзя не отметить большую научно-организационную деятельность Розы Ефимовны. Ею была организована и возглавлена лаборатория биологии семенного размножения при кафедре ботаники. Она — учредитель и бессменный председатель Ульяновского отделения ВБО, член Совета ВБО, член научного совета АН СССР по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира», член МОИП.

Р. Е. Левина широко использует все возможности для научного общения, поэтому ее часто можно видеть на съездах, совещаниях, симпозиумах, конференциях в качестве активного их участника.

Пройденный Розой Ефимовной 70-летний жизненный путь — благородный путь труда и творчества, для нас — ее учеников и коллег, является убедительным примером отношения к делу, к людям, к науке. К юбилейным поздравлениям и пожеланиям Розе Ефимовне присоединятся многие.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ Р. Е. ЛЕВИНОЙ

1944. К вопросу об антропохории. Сов. бот., т. 3 : 42—44.

1949. К пониманию смены поколений высших растений в свете теории стадийного развития. Журн. общ. биол., т. 10, вып. 4 : 321—324.

1950. К изучению семенной продуктивности дикорастущих кормовых трав. Уч. зап. Ульянов. гос. пед. инст., вып. 3 : 3—37.

1951. О новом местонахождении *Betula humilis* Schrank. Бот. матер. гербария Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, 14 : 139—140.

Смена поколений в группе *Pteridoanthophyta* в свете теории стадийного развития. В кн.: Тез. докл. делегатского совещания ВБО, 4 : 18—19.

1952. О сорных растениях некоторых участков государственной лесной полосы Пенза—Каменск. Бот. ж., т. 37, вып. 1 : 19—31.

1953. Флора города Ульяновска и его окрестностей и возможности ее использования. В кн.: Краеведческие записки. Ульяновск : 87—101. (Совместно с С. В. Голицыным).

1955. К вопросу о влиянии лесных полос и опушек на распространение сорняков-анемохоров. Уч. зап. Ульянов. гос. пед. инст., вып. 6 : 137—150.

1956. О способах расселения растений в степи. Бот. ж., т. 41, вып. 5 : 619—633.

Современное состояние и пути развития карпобиологии. Бот. ж., т. 41, вып. 11 : 1571—1578.

1957. Способы распространения плодов и семян. М., Изд. МГУ : 1—356. (*Рец.*) Веселов Е. А. Дарвинизм. Учебник для педвузов. М., Учпедгиз, 1955. Бот. ж., т. 42, вып. 4 : 649—655. (Совместно с И. А. Хохулиной).

1958. Способы распространения плодов и семян эдификаторов растительного покрова СССР. Уч. зап. Ульянов. гос. пед. инст., т. 11, вып. 1 : 23—35.

1959. Типы плодов и их классификация. Ульяновск : 1—23.

1960. К методике изучения распространения семян и плодов. В кн.: Полевая геоботаника, 2. Л. : 143—159.

1961. Многообразие и эволюция форм размножения растений. М., Учпедгиз : 1—71.

О классификации и номенклатуре плодов. Бот. ж., т. 46, вып. 4 : 488—495.

1962. Как работать над материалом по систематике растений. Ульяновск : 1—26.

1963. К изучению ритма плодоношения травянистых многолетников. Бот. ж., т. 48, вып. 10 : 1512—1520.

Об эволюции способов размножения и циклов развития у растений. В кн.: Тез. докл. по эмбриологии растений IV совещания эмбриологов. Л. : 29—30.

1964. Как составить карту засоренности полей (Методическая инструкция для ученических бригад). Ульяновск : 1—6.

Методика изучения интенсивности созревания и осыпания плодов (семян) эспарцета. В кн.: Вопросы семеноводства, семеноведения и контрольно-семенного дела, 2. Киев : 91—94.

Многообразие и эволюция форм размножения растений. Изд. 2-е, испр. «Просвещение» : 1—66.

Первая межвузовская Поволжская конференция по биологии семенного размножения. Бот. ж., т. 49, вып. 6 : 925—926.

Проблема вида в биологической науке (По поводу книги К. М. Завадского «Учение о виде»). Вестн. ЛГУ, сер. биол., т. 9, вып. 2 : 131—134.

1965. Биология семенного размножения как научная проблема. В кн.: Вопросы биологии семенного размножения, вып. 1. Ульяновск : 4—16.

Как составить карту засоренности полей. Биология в школе, 3 : 63—65.

О ритме плодоношения травянистых многолетников (на примере *Trifolium montanum* L. и *T. alpestre* L.).Бот. ж., т. 50, вып. 7 : 917—932.

Памяти учителя (К 75-летию со дня рождения Бориса Михайловича Козо-Полянского). Бот. ж., т. 50, вып. 11 : 1651—1654.

1967. Аспекты изучения гетерокарпии. Бот. ж., т. 52, вып. 1 : 3—12.

Плоды. Морфология, экология, практическое значение. Саратов : 1—215.

1968. Константин Константинович Зажурило (1906—1943). Бот. ж., т. 53, вып. 3 : 407—409.

Об эволюционных предпосылках апомиксиса. В кн.: Второе совещание по проблемам апомиксиса у растений и животных. (Тезисы). Новосибирск : 39—41.

О задачах морфологического изучения плодов и принципах их классификации. В кн.: Рефераты докладов Всесоюзной межвузовской конференции по морфологии растений. М. : 171—173.

1969. О «монографическом» изучении семенного размножения отдельных видов. В кн.: Вопросы антэкологии. Материалы к симпозиуму по антэкологии 26—30 мая 1969. «Наука», Л. : 33—34.

1970. К изучению ритма плодоношения некоторых губоцветных (*Salvia pratensis* L. и *Stachys recta* L.). Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 75, вып. 3 : 53—65.

Памяти Сергея Владимировича Голицына (21 I 1897—3 X 1968). Бот. ж., т. 55, вып. 4 : 594—600. (Совместно с Е. М. Лавренко).

Пятый Всесоюзный симпозиум по антэкологии (Пермь, 26—30 V 1969). Бот. ж., т. 55, вып. 7 : 1060—1063. (Совместно с М. М. Лодкиной и Н. В. Первухиной).

(*Рец.*) L. van der P i j l. Principles of dispersal in higher plants. Springer, Berlin, 1969. Бот. ж., т. 55, вып. 9 : 1355—1361. (Совместно с В. Ф. Войтенко).

1971. К изучению ритма плодоношения эспарцета песчаного. Тр. Центрально-Черноземного заповедника им. проф. В. В. Алехина, вып. 11, М. : 29—35.

К проблеме соотношения морфогенеза и филогенеза в процессе эволюции. В кн.: Четвертое Московское совещание по филогении растений. (Тез. докл. совещания 12—15 октября 1971), М. : 17—21.

Очерки по систематике растений. Ульяновск : 1—192.

1972. Биологические и экологические основы неоднородности семян при прорастании. В кн.: Симпозиум «Физиолого-биохимические проблемы семеноведения и семеноводства», Иркутск : 26. (Совместно с В. Ф. Войтенко, А. Н. Марасовым, М. В. Раковой).

Об эволюционных предпосылках апомиксиса у покрытосеменных. Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 77, вып. 2 : 70—75.

1973. Биологические и экологические основы неоднородности семян при прорастании. В кн.: Физиолого-биохимические проблемы семеноведения и семеноводства. Ч. I, Иркутск : 15—22. (Совместно с В. Ф. Войтенко, М. В. Раковой, А. Н. Марасовым).

1974. Воспитание ленинского отношения к природе. В кн.: На ленинском примере. Вып. I. Ульяновск : 18—31.

Морфология и типы плодов. Ульяновск : 1—32.

О соотношении морфогенеза и филогенеза в процессе эволюции. Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 79, вып. 1 : 89—99.

Полноценность семян и интродукция. В кн.: Биологические основы семеноведения и семеноводства интродуцентов. Новосибирск : 7—8.

1975. Гетерокарпия или разноплодие. Природа, 5 : 87—95. (Совместно с В. Ф. Войтенко).

Relative independence of morphogenesis in evolution. In: Abstracts of the papers resented at the XII International botanical congress, I. Leningrad : 222.

1976. Закономерности проявления гететокарпии в онтогенезе. Бот. ж., т. 61, вып. 12 : 1686—1695. (Совместно с А. Н. Марасовым).

1977. Опыт классификации неоднородности (разнокачественности) семян. В кн.: Вопросы теории и практики семеноведения при интродукции. Минск : 8—9. (Совместно с В. Ф. Войтенко).

Памяти Сергея Спиридоновича Хохлова (1910—1974). Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 82, вып. 4 : 134—137.

1978. Первая Всесоюзная школа по теоретической морфологии растений. Журн. общ. биол., т. 39, вып. 1 : 143—144.

1979. Памяти Анатолия Николаевича Пономарева (1906—1978). Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 84, вып. 2 : 111—116.

В. Ф. Войтенко, Н. П. Старшова.

Ульяновский государственный педагогический институт.

Получено 22 XII 1978.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01(571.513)

А. В. Куминова (ред.). Растительный покров Хакасии. 1976. 340 с. Тираж 1250 экз., ц. 3 р. 23 к. **А. В. Куминова** (ред.) Геоботанические исследования Западной и Средней Сибири. СО изд. «Наука», Новосибирск. 1978. 230 с. Тираж 1000 экз., ц. 2 р. 30 к.

B. M. MIRKIN, K. E. KONONOV. *A. V. KUMINOVA* (ED.). VEGETATION OF CHAKASIA. 1976. *A. V. KUMINOVA* (ED.). GEOBOTANICAL INVESTIGATION OF WESTERN AND MIDDLE SIBERIA. 1978.

Под руководством А. В. Куминовой — знатока растительности Сибири — в Центральном сибирском ботаническом саду (ЦСБС) активно работает коллектив геоботаников. Свидетельство тому — выход с интервалом в два года двух крупных и ценных в научном отношении книг. Монографию и сборник мы будем рассматривать как единое целое и на этой «репрезентативной» выборке из результатов сибиряков рассмотрим теоретико-методический уровень работ, сконцентрировав особое внимание на трех вопросах: используемом принципе классификации, форме представления результатов классификации и уровне использования статистических методов.

Геоботаники ЦСБС работают в двух направлениях — эколого-географическом, маршрутном, и биолого-продукционном, стационарном. Много внимания они уделяют попутному изучению флоры. При этом маршрутные исследования и изучение флоры занимают ведущее место, а стационарные — подчинены им.

Из «Введения» к монографии «Растительный покров Хакасии», которое написано А. В. Куминовой, мы узнаем о том, что основным методом был детально-маршрутный. Он позволил вскрыть типологическое разнообразие и составить крупномасштабные геоботанические карты на площадь 22 тыс. км.[2] Авторы в ходе исследования выполнили 3200 геоботанических описаний, 2400 весовых учетов продуктивности и собрали 24 тыс. листов гербария.

Монография состоит из девяти глав. Глава 1 «Природные факторы, определяющие современную структуру растительного покрова Хакасии» написана А. В. Куминовой, Н. М. Чижиковой, М. Г. Танзыбаевым, глава 2 «Основные черты и закономерности растительного покрова» — А. В. Куминовой. Главы с 3 по 7 посвящены соответственно степям (А. В. Куминова, Г. А. Зверева, Т. Г. Ламанова), лесам (Ю. М. Маскаев), лугам (А. В. Куминова, Э. Я. Нейфельд, Г. Г. Павлова), высокогорным тундрам (В. П. Седельников), фитоценозам других типов растительности (кустарниковой, водной и болотной, солончаковой, сорной и залежной — А. В. Куминова, Э. Я. Нейфельд, Г. Г. Павлова). Две последние главы посвящены геоботаническому районированию (А. В. Куминова, Ю. М. Маскаев) и некоторым вопросам использования и охраны растительного мира (А. В. Куминова). Как приложение в книгу входит список флоры Хакасии (1526 видов), составленный А. С. Королевой. Для каждого вида показаны его связь с типом растительности, экологическая группа и провинциальная приуроченность (Минусинская котловина, Западные Саяны, Кузнецкое нагорье).

Написанный А. В. Куминовой общий очерк растительности Хакасии (с включением небольшого раздела о флоре) является наиболее конструктивной частью книги, где излагаются принципы анализа растительности, лишь детализируемые в главах об отдельных типах растительности и статьях сборника. А. В. Куминова подчиняет как высшие единицы синтаксономической иерархии, так и принципы характеристики структуры растительности для единиц геоботанического районирования (глава 8) высотно-поясному принципу. На рис. 9 приведена весьма наглядная схема структуры разных поясов растительности с экспликацией, включающей 48 номеров. Для каждого номера показана площадь и в его названии отражена эколого-физиономическая характеристика. Кроме того, указаны 3—10 наиболее характерных и необязательно доминантных видов, раскрывающих общий тип флористической композиции выделенных категорий. Такими же информативными являются меридиональный комплексный профиль от южной до северной границы Хакасии, где растительность увязана с почвами и геологическими структурами, и обзор представлений об исторических связях основных генетических групп растительности (неморальной черневой, таежной, горной лесостепной, высокогорной, лугово-болотной). Завершает главу классификация растительности, причем в основу составленной классификационной таблицы положен сукцессионный принцип с соподчинением коренных и длительно-производных формаций квазикоренным и кратковременным.

Автор считает основной синтаксономической единицей своей системы формацию (ассоциации лишь упоминаются), но в выделении этой единицы отходит от ортодоксального принципа выделять формацию по каждому обильному виду. А. В. Куминова экологизирует содержание и стабилизирует объем этого весьма спорного для экологической классификации синтаксона. Значительная часть установленных формаций полидоминантна, что позволило все гигантское разнообразие растительности свести лишь к 37 формациям (нередко для меньшей по разнообразию территории число формаций измеряют сотнями). При выделении формаций Куминова и ее сотрудники по существу типизируют местообитания и указывают для них наиболее вероятный тип физиономической структуры, причем нередко при наименовании формаций используются прямые экотопические экологические эпитеты («чиевая солонцеватая степь», «полевицевый солончаковатый луг», «разнотравный альпийский луг» и т. д.). Фактически Куминова уже стихийно отошла от традиционной формации, которую рекомендовал выделять А. П. Шенников, и использует некую иную единицу, которую называет формацией чисто инерционно. Это укрупнение объема основных единиц и их экологизация созвучны подходам флористико-социологического направления Браун-Бланке.

Краткий объем рецензии делает нецелесообразным детальный разбор последующих глав 3—8, как и примыкающих по принципам выделения и методам характеристики синтаксонов статей сборника «Геоботанические исследования Западной и Средней Сибири»: Е. И. Лапшиной («Растительность бассейна р. Таз в верхнем течении», с. 47—69), Ю. М. Маскаева («Подгольцовые леса Западного Саяна», с. 70—92), Г. П. Будниковой («Фитоценотическая характеристика сосновых лесов Кузнецкой котловины», с. 93—100), Т. В. Мальцевой («Суходольные луга в районе Новосибирского водохранилища», с. 101—168), Л. П. Паршутиной («Растительность поймы верхнего отрезка р. Чулым», с. 169—177), поэтому мы перейдем сразу к общей оценке и некоторым пожеланиям, которые можно в порядке товарищеской критики высказать геоботаникам ЦСБС.

При огромном количестве материала и глубоком знании экологии и географии видов и сообществ они используют устаревшую форму изложения и явно сдерживающий их возможности метод классификации, причем и то, и другое воспринимается ныне как «детская одежда», из которой сибиряки уже давно выросли. В монографии нет ни одной фитоценологической таблицы, а в сборнике пример нескольких описаний приводится только в статье Ю. М. Маскаева. Доминантные критерии заставляют авто-

ров использовать неинформативные в отношении экологии и географии растительности названия синтаксонов, которые сами по себе ничего не говорят и нуждаются в разъяснениях. Всякого рода «разнозлаковые», «мелкозлаковые», «разнотравные», «дерновинно-злаковые» и т. п. типы сообществ могут быть в разных районах и в разных экологических условиях. Включение в название единиц наиболее ярких представителей эколого-биологических групп видов несравненно информативнее. Большой объем монографии и статей сборника вполне позволяли заменить многочисленные текстовые перечисления видов при характеристике формаций (хотя они и сделаны очень умело) таблицами. В зарубежных работах, которые выполняются сторонниками флористико-социологического направления Браун-Бланке, а также в ряде советских публикаций на таблицы приходится по крайней мере $^2/_3$ объема. При способе изложения материала, которым пользуются геоботаники ЦСБС, их многочисленные и ценные описания остаются за рамками книги, а аналогичные характеристики формаций можно, строго говоря, вообще писать без полных описаний, опираясь только на дневниковые записи.

Переход на эколого-флористические критерии классификации для сотрудников Куминовой проще, чем для любого другого коллектива. Если взглянуть на уже упоминавшуюся экспликацию к схеме структуры растительности, то оказывается, что почти все ее номера — это экологические категории со своей флорой, которые могут стать прекрасной первоосновой для классификации на эколого-флористической основе.

Второе направление исследований сибирских геоботаников, к сожалению, не оставляет того впечатления цельности, которое сформировалось после чтения монографии и статей сборника, посвященных эколого-географическому аспекту. В рамках одного коллектива, как ни странно, уживаются представители вполне современного статистического направления — Н. Н. Лащинский («Сопряженность видов травяного покрова в сосновых борах Нижнего Приангарья», с. 7—29), А. В. Рангинская («Структурная организация березовых лесов Нижнего Приангарья», с. 30—46) — и исследователи, которые, решая задачи, где без статистики и шагу ступить нельзя, полностью игнорируют какие-либо строгие тесты — Э. Я. Нейфельд («Доминанты фитоценозов и экологические ряды растительности засоленных почв западной части Минусинской котловины», с. 178—192), Г. Г. Павлова («Сравнительное изучение суходольных лугов сенокосного и пастбищного использования в районах подтайги Кузнецкого Ала-Тау», с. 128—150), Г. А. Зверева («Ритмы сезонного развития растений степных сообществ Хакасии», с. 109—127). Мы вовсе не хотим сказать, что указанные в числе «антистатистиков» авторы выполнили недоброкачественные исследования. Выводы их интересны, но для того чтобы они были по-настоящему подтверждены, необходимо использовать хотя бы элементарный аппарат математической статистики, например дисперсионный анализ, который позволяет и сравнивать средние, и оценивать вклад разных факторов в экотопическую среду, и выявлять криволинейные корреляционные зависимости.

Несколько подробнее остановимся на работах «статистиков», так как, несмотря на их немногочисленность, эти работы имеют чрезвычайно важное значение для обеспечения «баланса» между различными тематическими группами и обусловливания общей методической культуры исследований сибирских ботаников. В целом обе статьи оставляют самое благоприятное впечатление благодаря стремлению авторов искать биологические интерпретации количественных показателей, а не «считать ради счета» (последнее, увы, стало бичом развития количественных методов в фитоценологии). Лащинский использует для выявления межвидовых отношений парциальные и так называемые качественно-количественные сопряженности, что позволяет сделать ценный вывод о разной средообразующей роли разных доминантов. Еще более интересны выводы Рангинской, которой удалось показать, что эдафическая обусловленность видов много важнее для структуры сообществ, чем ценотические связи, и что травяной ярус в березня-

ках более или менее автономен по отношению к древесному, а при неустойчивости количественных соотношений и продуктивности травяного яруса в разные годы флористическая композиция его сохраняется стабильной. Кажется, что эти выводы как нельзя лучше подтверждают необходимость перехода от классифицирования по неустойчивым во времени признакам — доминантам — к классификации по устойчивой флористической композиции. (Эти же критерии много надежнее для хозяйственной типологии, чем те, которые использовала в своей статье «Природные кормовые угодья хозяйств Чулымо-Енисейской равнины» Э. А. Ершова, с. 209—226).

В то же время может быть сделано несколько частных замечаний по работам Лащинского и Рангинской, что неизбежно, так как статистические методы в фитоценологии — это достаточно новое веяние, где нет устоявшихся подходов и потому поиск оптимального варианта решения задачи труден.

Н. Н. Лащинский отобрал для анализа межвидовых сопряженностей только виды с постоянством в выборке выше 25%. Среди более редких видов, которые при избранном автором объеме выборки (500 площадок) оказались бы достоверно связанными со многими другими представителями флоры изученного участка, без сомнения и были те дифференциальные виды, которые локализовались в иных, нежели преобладающий фон, условиях и могли бы ассоциироваться не в одну, а в несколько плеяд. Объясняя причину уменьшения числа достоверных сопряженностей при переходе от полных сопряженностей к парциальным, Лащинский не использует самого простого аргумента: уменьшение объема выборки, которое в этом случае даже перекрывает эффекты влияния доминантов на сопряженность второстепенных видов. Наконец, цитируя большое число работ уфимских геоботаников, автор почему-то анализировал лишь их первые и на сегодняшний день довольно устаревшие публикации и не использовал последние работы этой группы (Миркин, Наумова, 1974; Миркин и др., 1976, и др.), где по многим вопросам были предложены иные, более соответствующие современному этапу развития количественных методов и вычислительных возможностей рекомендации.

А. В. Рангинской можно предложить вести сравнение флуктуационной изменчивости двух типов леса более экономичным, наглядным и строгим способом: определить меру сходства между флуктуационными состояниями не попарно, между соседними годами, а сразу между всеми возможными сочетаниями таких состояний. В этом случае можно получить оценки среднего сходства (флуктуационной конденсированности) и его дисперсии (флуктуационной гомогенности) и затем сравнивать эти выборочные показатели тривиальными критериями Фишера или Стьюдента.

В целом же эти замечания при той общей постановке вопроса, которой подчинили рецензию авторы, несущественны. Остается лишь пожелать остальным сотрудникам лаборатории перенять опыт Лащинского и Рангинской.

Оба издания свидетельствуют о высокой квалификации геоботаников ЦСБС и их плодотворной работе по изучению растительности Сибири и оставляют самое благоприятное впечатление. Высказанные замечания тем не менее носят принципиальный характер. Рецензентам представляется, что переход на международные нормы публикации с приведением различных (валовых упорядоченных или синтетических) фитоценологических таблиц и использование принципов синтаксономического анализа на флористической основе — это веление времени, как и использование статистических тестов при решении фитоценологических задач количественного характера.

ЛИТЕРАТУРА

Миркин Б. М., Л. Г. Наумова. (1974). Методические вопросы применения корреляционного метода при геоботанических исследованиях. Бот. ж., 59, 8. — Миркин Б. М., Л. Г. Наумова, Г. С. Розенберг, Л. Ф. Тарасе-

в и ч. (1976). Опыт использования дендрограммы для выделения сопряженных групп видов. Экология, 3.

Б. М. Миркин, К. Е. Кононов.

Башкирский государственный университет,
Уфа,
Якутский государственный университет.

Получено 12 XII 1978.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.47+581.182.1 : 582.738

Marie Lhotská, Anna Chrtková. Karpologie a diasporologie československých zástupců čeledi *Fabaceae.* Praha, Československá Akademie Věd, 1978 : 1—296 (137 obr.)+20 křid. přil. (**М. Лготска, А. Хрткова.** Карпология и диаспорология чехословацких представителей семейства *Fabaceae*, 1978).

V. F. VOYTENKO. *M. LHOTSKA, A. CHRTKOVA.* CARPOLOGY AND DIASPOROLOGY OF CZECOSLOVAK REPRESENTATIVES OF THE FAMILY *FABACEAE.* 1978.

Появление больших работ, посвященных плодам и семенам, крайне редкое явление не только в нашей, но и в зарубежной литературе. Вот почему выход книги пражских ботаников, представляющей собой итог карпологического и карпоэкологического изучения важного в теоретическом и практическом отношении семейства бобовых в пределах крупного региона, вызывает повышенный интерес.

М. Лготска — известный в Чехословакии специалист по плодам, автор монографии по карпологии и диссеминации рода *Bidens* и ряда карпологических обработок отдельных видов и родов, произрастающих в ЧССР. Второй автор — специалист по таксономии *Fabaceae.* Благоприятное сочетание научных интересов авторов стало залогом хорошей книги.

Книга состоит из двух, неодинаковых по объему частей — общей и специальной. В общей, теоретической, части (с. 9—39), кроме «Введения», «Материала и методики», находим разделы «Терминологический словарь», «Карпология», «Диаспорология», «Таксономические следствия».

«Терминологический словарь», где дается объяснение 139 терминов и понятий, встречающихся в книге, облегчает работу с ней. А если учесть, что понимание некоторых терминов у авторов другое, чем это принято в литературе, и много терминов, особенно детализирующих способы распространения плодов и семян, лишь впервые вводятся в научный обиход, то становится ясно, что введение специального словаря было просто необходимо.

В главе «Карпология» дана подробная характеристика гинецея и плода бобовых. Хотя тип плода для семейства в целом единый — мономерный апокарпный боб, однако он очень разнообразен по способности к вскрыванию и опадению, по типу вскрывания и распада на членики, по числу семян, по наличию или отсутствию у плодов различных придатков и внутренней перегородки. В разработанной авторами классификации выделено 3 подтипа бобов (вскрывающийся, распадающийся и невскрывающийся), 6 вариантов, 9 подвариантов и множество форм. Такая детальная классификация, по нашему мнению, может успешно использоваться при работе с плодами бобовых.

Информативна в книге общая характеристика семян семейства, включающая всесторонний анализ, вплоть до привлечения сведений, касающихся биохимического состава семян, болезней и вредителей семян, а также их практического использования.

Понятию «диаспорология» в нашей литературе эквивалентны термины «карпобиология» и «карпоэкология». Глава «Диаспорология» интересна рядом обстоятельств. Во-первых, новым для такого рода карпологических исследований является введение анализа временны́х типов диссеминации. В семействе выделяются три группы видов по времени распространения плодов и семян: брадиспорические (рассеивающие диаспоры непо-

средственно после их созревания), тахиспорические (виды, у которых диссеминация отодвигается до следующего — после созревания плодов — вегетационного периода) и гемибрадиспорические (переходная группа видов, у которых диаспоры распространяются в течение длительного времени после созревания, захватывая и зимний период). Во-вторых, оказывается, что бобовым страны свойственны самые разнообразные (почти все возможные у растений) способы дисперсии плодов и семян — от автохории до антропохории. В-третьих, заслуживает внимания и поддержки попытка авторов детализировать эти способы, а также различные антителехорные приспособления с целью их лучшего познания и упорядочения карпоэкологической терминологии.

В небольшой главе «Таксономические следствия» описаны особенности плодов отдельных триб семейства, указаны основные диагностические карпологические признаки родов и возможности использования их в таксономии.

Наибольшую ценность книги и ее основной объем представляет специальная часть (с. 43—266). В начале ее приведены два дихотомических ключа — один для распознавания родов по плодам, другой — по семенам. По плодам большинство родов хорошо различается. Семена в силу своей большей однотипности — менее надежный признак для распознавания.

После определительных таблиц следуют подробные карпологические характеристики всех представителей бобовых, произрастающих в ЧССР. Видовые описания выполнены по следующей схеме: латинское и чешские названия вида, основная латинская синонимика, место сбора карпологического образца, взятого за основу описания; для плодов указаны тип боба, форма и особенности внешней структуры околоплодника, окраска, блеск, размеры, число плодов в соплодии (соцветии) для разных регионов страны, число семян в плоде и его колебание; в описании семян указаны внешняя форма и скульптура поверхности, окраска, размеры, особенности корешка, семенного рубчика и хилума, абсолютный вес; в диаспорологической части описания указаны время и основные способы диссеминации. Каждый вид, кроме того, иллюстрирован рисунками и схемами плода и семени, соплодия и побега. Дополнительно в «Приложении» представлены 36 таблиц с великолепно выполненными Александром Лготским фотографиями семян и односемянных невскрывающихся плодов всех описанных в книге видов растений.

Для крупных родов приведены, помимо карпологической характеристики рода, также дихотомические таблицы для определения видов по плодам и внутри этих родов выделены группы видов по сходным признакам семян.

В книге описаны плоды и семена всей флоры бобовых Чехословакии — 136 видов, представляющих 28 родов. Среди последних 15 монотипных, 9 олиготипных (от 3 до 7 видов) и 3 политипных рода — *Astragalus* (15 видов), *Vicia* (20 видов) и *Trifolium* (25 видов).

Рецензируемая книга в некоторой мере восполнит пробел, существующий в исследованиях по карпологии. В ней удачно сочетаются достоинства научной монографии и практического руководства-справочника. По этой причине книга с интересом будет встречена широким кругом ботаников и практических работников. Она окажется очень полезной специалистам, занимающимся плодами и семенами, как образцовое морфолого-карпологическое исследование по структуре, полноте охвата и тщательности обработки. Флористы и таксономисты-специалисты по бобовым найдут в ней обширный материал, позволяющий выявить надежные диагностические признаки для триб, родов и видов семейства. Бесспорно и прикладное значение сводки как руководства для работников контрольно-семенных лабораторий, агрономов, имеющих дело с семенами сорных растений и др.

В. Ф. Войтенко.

Ульяновский государственный педагогический институт.

Получено 30 I 1979.

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ «БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА»

Редакция Ботанического журнала просит авторов при направлении статей в печать руководствоваться изложенными ниже правилами.

1. Статьи, являющиеся результатом работы, проведенной в учреждениях, должны иметь направление от соответствующих учреждений.

К печати принимаются только статьи, содержащие не опубликованные ранее новые фактические данные или теоретические выводы.

В конце статьи должно быть указано полное название учреждения или лаборатории, в которых выполнена работа.

Статьи членов Всесоюзного ботанического общества печатаются в первую очередь.

2. Статьи должны быть технически вполне подготовлены к печати и литературно обработаны, не должны превышать 22 стр. на машинке, а объем сообщений 15 стр. на машинке. В этот объем входят литература и рисунки.

3. В Редакцию должны быть представлены два экземпляра рукописи, подписанные автором (первый и второй машинописные экземпляры), напечатанные через два интервала. На машинке ничего не подбивать черточками или точками; выделения курсива, разрядки и т. п. делаются от руки в карандаше; римские цифры I, II, III и др. подчеркивать сверху и снизу для отличия от арабской «1» и букв «П» и «Ш»; обозначения сносок делать цифрами (не звездочками) и ставить их после знаков препинания; в десятичных дробях ставить точки после целых чисел, точку же как знак умножения ставить на среднюю линию; если цифры даются столбцами, то при повторении их не ставить кавычек, а повторять цифры;

4. Латинские названия растений, формулы и условные обозначения должны быть написаны на машинке. В сноске дается указание, по какому источнику приведены латинские названия.

5. Необходимо отмечать в сомнительных случаях строчные буквы двумя черточками сверху, а прописные двумя черточками снизу (например: О — прописная буква, о — строчная буква, 0 — нуль) и пояснять на полях все особые значки, а также буквы греческого и других алфавитов.

6. Названия учреждений при первом упоминании их в тексте даются полностью и сразу же в скобках дается общепринятое сокращение названия по первым буквам; во всех повторных упоминаниях дается сокращенное название учреждений. Пример: «Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН)», повторно: «БИН», «в лабораториях БИНа» и т. д.

7. Ссылки на литературу в тексте даются в такой форме: 1) в случае, когда фамилия автора дана в тексте: «. . . указывал еще В. Л. Комаров (1909)» и 2) в случае, когда фамилия автора не дана в тексте: «. . . как прежде указывалось (Комаров, 1909)» или в случае указания страниц: «(Комаров, 1909, с. 8—11)». Для иностранных работ «. . . указывал еще Энглер (Engler, 1909)» и «. . . как прежде указывалось (Engler, 1909, с. 8—11)». Перенумерование работ в списке литературы и ссылки на них в тексте, условными номерами не допускаются.

Названия цитируемых работ в тексте или в подстрочных сносках, как правило, не приводятся. При точной цитации литературных источников, даваемой в кавычках, указание цитируемых страниц обязательно.

8. Список литературы печатается на машинке с отдельного листа и дается под заголовком «Литература». В списке должны быть опущены чисто библиографические данные — указание на число страниц, иллюстраций, на стоимость издания; место издания и издательство указываются только в том случае, если цитируемый источник помещен в книге.

Литература в списке располагается так: 1) сначала приводится русская литература (в русском алфавите), затем иностранная (в латинском алфавите); 2) инициалы автора ставятся после фамилии, если же есть соавторы, то их инициалы ставятся перед фамилией; пример: Иванов П. П., А. И. Жуков, Л. П. Петров; 3) если приводятся несколько работ одного автора, опубликованных в одном и том же году, то в списке литературы и в текстовых ссылках на список рядом с годом надо ставить буквы в алфавитном порядке; например (1905а, б); при повторных упоминаниях в тексте того же автора инициалы опускаются (повторно инициалы даются только при фамилиях авторов-однофамильцев).

Для журнальных статей последовательно приводятся: фамилия автора, инициалы (если автор не один, то у соавтора приводятся вначале инициалы, затем фамилия), год (в круглых скобках), заглавие статьи, название журнала, номер тома и выпуска (цифрами, без слов «том», «выпуск»).

Для книг приводятся: фамилия и инициалы автора, год (в скобках) и полное название книги.

Диссертационные работы приводятся в списке с указанием места хранения рукописи и обозначением «дис.».

9. Все таблицы (текстовые) должны иметь заголовки и (если их больше одной) порядковую нумерацию, которая ставится над заголовками таблицы. В соответствующих местах текста должны быть сделаны ссылки на каждую таблицу, в скобках слово «таблица» сокращается, например: (табл. 2).

10. Фотоснимки (для тоновых клише) представляются в двух экземплярах. Фотоснимки должны быть отпечатаны на гладкой (не сатинированной) бумаге, с накатом. Формат иллюстраций должен быть таким, чтобы при воспроизведении их не требовалось уменьшения более чем в 3 раза. На оборотной стороне каждой иллюстрации должны быть указаны простым мягким карандашом (без продавливания): а) фамилия автора, б) название статьи, в) порядковый номер рисунка, г) верх и низ.

Нумерация ведется в порядке первого упоминания рисунков в тексте, после упоминания рисунка в тексте (сокращенно: рис. 1, рис. 2 в круглых скобках или в общем контексте); на поле рукописи делается разметка расстановки рисунков (рис. 1, рис. 2 и т. д.).

Все условные обозначения, имеющиеся на рисунке, должны быть объяснены в подписи к рисунку или в тексте, рисунок должен быть по возможности разгружен от надписей. Выделения легенд ботанических и других карт, кривые графиков и т. п. нумеруются всегда справа или обозначаются буквами, и содержание этих обозначений раскрывается в подписи к рисунку или в тексте; в подписи к рисунку указывается, что дается на оси абсцисс и что на оси ординат.

Подписи к рисункам и картам должны быть напечатаны на пишущей машинке на отдельном листе и помещены в конце статьи, вслед за списком литературы.

11. Авторы оригинальных статей должны представлять к печати резюме. Желательно текст резюме (на русском языке) сопровождать переводом на английский язык. Размер резюме не должен превышать 5—10 строк машинописи.

В текст статьи включается аннотация, помещенная после заглавия. Размер аннотации определяется объемом статьи, но не должен превышать 15 строк на машинке.

Редакция сохраняет за собой право делать необходимые исправления, сокращения и дополнения. Рукописи, литературно не обработанные, возвращаются авторам для доработки.

12. Все статьи, за исключением хроникальных и рецензий, следует представлять с рефератами. В заголовке реферата должно быть указано: название статьи, инициалы и фамилия автора, название журнала, в котором публикуется данная статья. В конце реферата должна быть приведена библиография (количество названий) и указано число рисунков. Размер реферата не должен превышать 1 стр. машинописного текста. Реферат надо представлять в двух экземплярах.

13. Редакция посылает автору одну корректуру, которая должна быть проверена, подписана автором к печати и срочно выслана обратно в Редакцию. Изменения и дополнения в тексте корректуры не допускаются, должны быть исправлены только ошибки и опечатки. Неполучение от автора корректуры или несвоевременное получение ее не приостанавливает печатание статьи.

14. При рукописи должны быть указаны: точный адрес, фамилия, имя и отчество автора, его специальность, звание.

15. Редакция посылает автору бесплатно 25 авторских оттисков статьи.

Vol. LXIV. *№ 11*

November, 1979

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

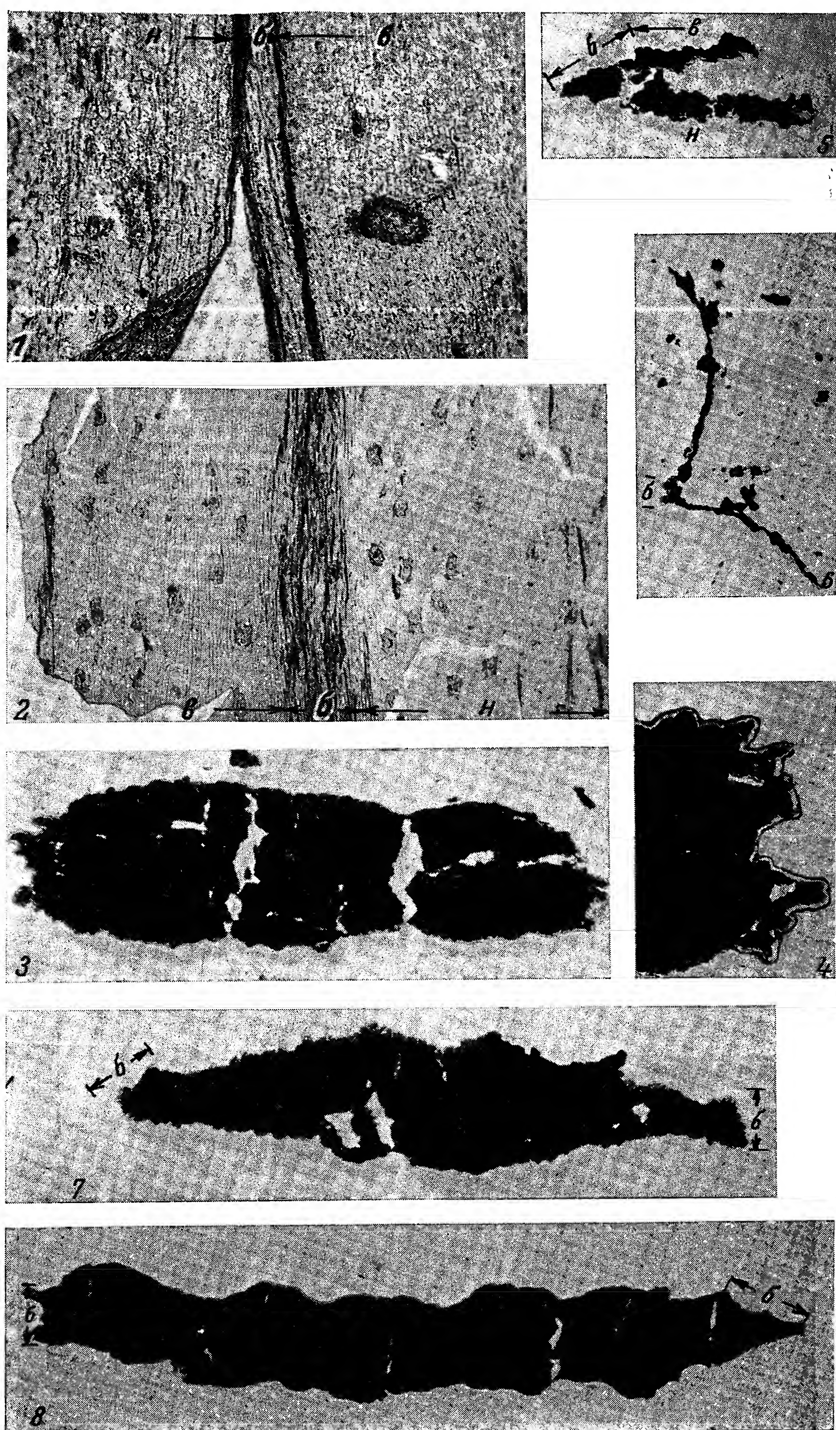


Рис. 3.

1 — *Sphenobaiera* ex gr. *longifolia* (Pom.) Florin. Развернутая кутикулярная пленка сегмента листа, соответствующая части нижней (*н*), боковой (*б*) и части верхней (*в*) поверхностям, ×50. БИН АН СССР, обр. 501/70—27, р. Алдан, ранний мел; *2—4* — *Czekanowskia kazachstanica* Kiritchk. (*2* — развернутая кутикулярная пленка сегмента листа, соответствующая нижней, боковой и верхней поверхностям; боковая поверхность смята в складки, ×50); *3* — поперечный срез фитолеймы сегмента листа, ×110; *4* — деталь поперечного среза другого участка того же сегмента; видна смятая в складки боковая поверхность, ×240. ВНИГРИ, обр. 743/351, Сев.-зап. Казахстан, средняя юра); *5*, *6* — *Leptotoma longipapillata* Kiritchk. et Samyl. sp. nov. Поперечные срезы неполных фитолейм сегментов листа (*5* — образец с утраченным мезофиллом, осталась только кутикулярная пленка, соответствующая нижней, боковой и верхней поверхностям, ×110; *6* — мезофилл частично сохранился, ×240. ВНИГРИ, обр. 815/44, овраг Камысты на п-ове Мангышлак, средняя юра); *7* — *Leptotoma lenaensis* Kiritchk. et Samyl. sp. nov. Поперечный срез фитолейм сегмента листа, ×110. ВНИГРИ, обр. 815/76, р. Ботомою, правый приток р. Вилюя, поздняя юра; *8* — *Leptotoma vilujensis* Kiritchk. et Samyl. sp. nov. Поперечный срез фитолеймы сегмента листа, ×110, ВНИГРИ, обр. 815/72, р. Марха, левый приток р. Вилюя, ранний мел,

Зак. 609

К стр. 1533

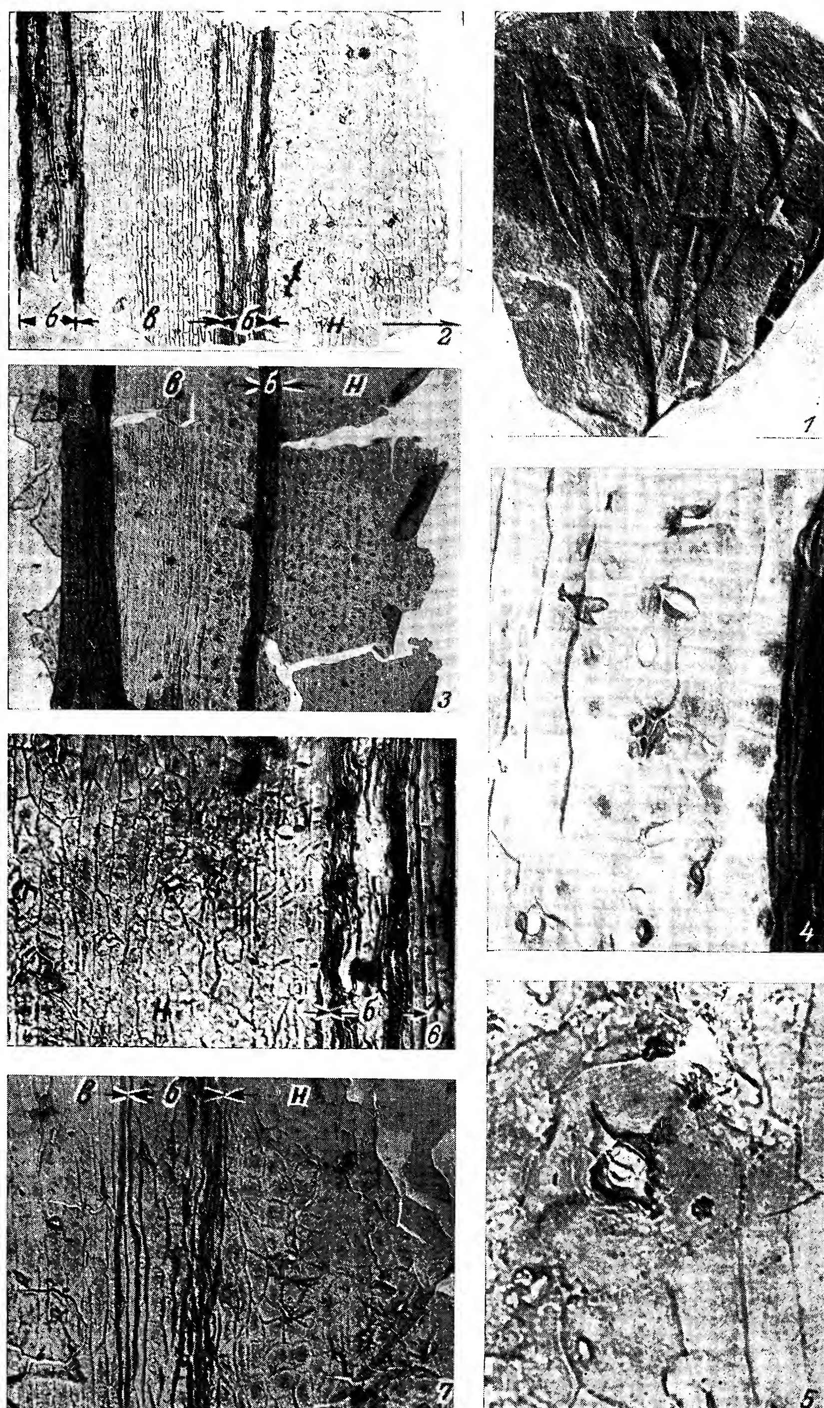


Рис. 4. *Leptotoma lenaensis* Kiritchk. et Samyl. sp. nov.

1 — почти полный лист, голотип, нат. вел., БИН АН СССР, обр. 122/4, р. Лена, севернее мыса Джаской, поздняя юра; *2* — развернутая кутикулярная пленка сегмента листа. Видны две боковых (*б*), нижняя (*н*) и верхняя (*в*) поверхности, ×50; *3* — то же с другого участка листа, боковые поверхности смяты в складки, ×50; *4* — участок краевой зоны верхней поверхности сегмента листа с устьицами, ×240; *5* — устьице, ×450; *6* — боковая и часть нижней поверхности сегмента листа с беспорядочно разбросанными устьицами, ×110 (*2—6* — препараты с фитолеймы листа, изображенного на рис. 1); *7* — участок краевой зоны верхней, боковой и части нижней поверхностей сегмента листа, ×110. ВНИГРИ, обр. 815/76, р. Ботомою, правый приток р. Вилюя, поздняя юра.

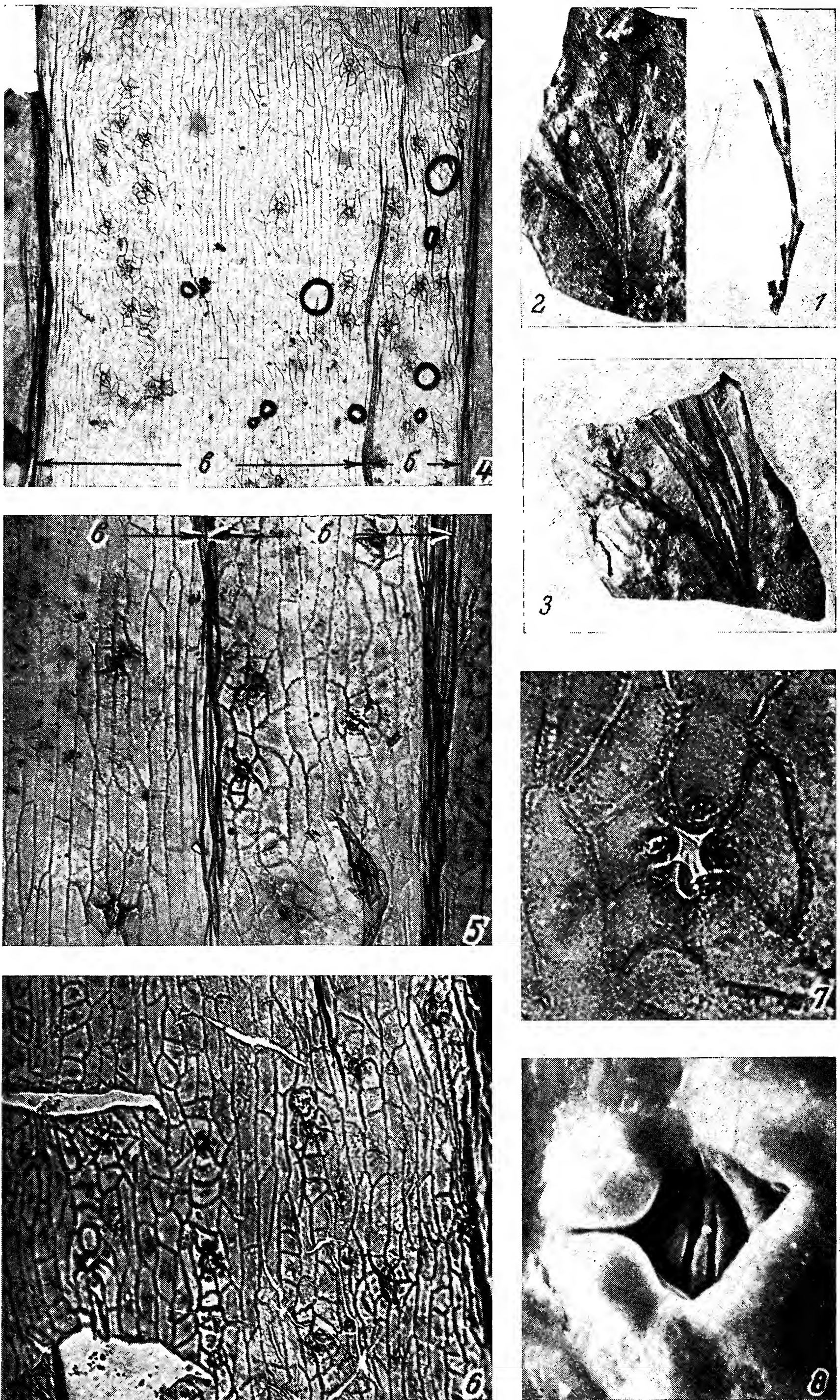


Рис. 5. *Leptotoma vilujensis* Kiritchk. et Samyl. sp. nov.

1 — фитолейма части листа; видно, что этот участок листа был четырехкратно дихотомически рассечен, нат. вел.; *2*, *3* — отпечатки неполных листьев (*3* — голотип), нат. вел., ВНИГРИ, обр. 815/72, 72а, 74. Марха, левый приток Вилюя, ранний мел; *4* — развернутая кутикулярная пленка полных верхней (*в*) и боковой (*б*) поверхностей сегмента листа, ×50; *5* — часть верхней и боковая поверхности сегмента; видны мелкоизвилистые стенки основных клеток эпидермы, ×110; *6* — часть нижней поверхности сегмента, ×110; *7* — устьице, ×450; *8* —устьице, снятое на электронном сканирующем микроскопе CWIK-SCAN 100/2 ×1000. Все препараты с голотипа (*3*).

К стр. 1536

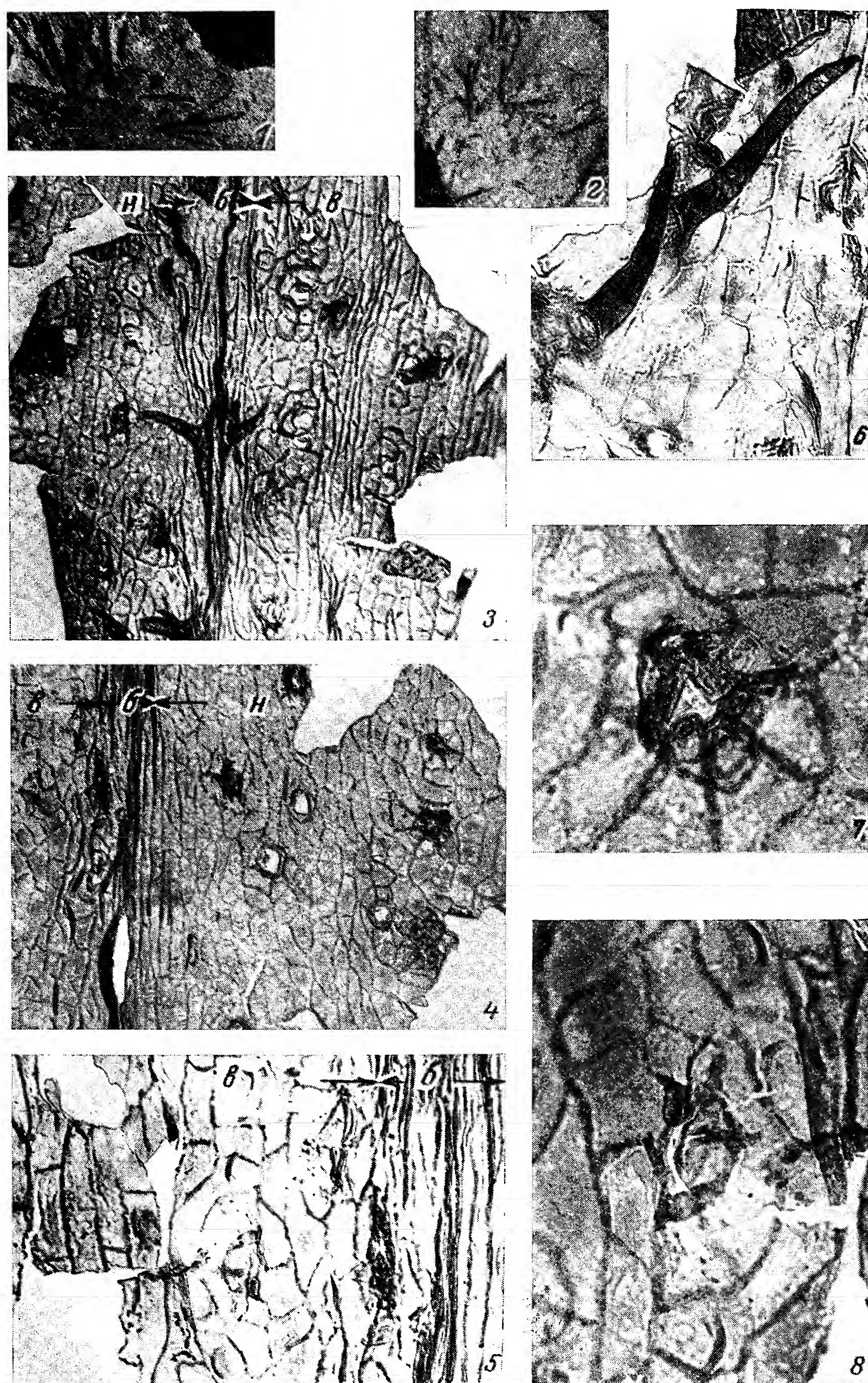


Рис. 6. *Leptotoma longipapillata* Kiritchk. et Samyl. sp. nov.

1 — неполные листья, нат. вел.; *2* — почти полный лист, голотип, нат. вел., ВНИГРИ, обр. 815/41, 44, овраг Камысты, Мангышлак, средняя юра; *3* — развернутая кутикулярная пленка, соответствующая части нижней (*н*), боковой (*б*) и почти полной верхней (*в*) поверхностям сегмента листа, на боковой поверхности видны крупные папиллы, ×110; *4* — развернутая кутикулярная пленка, соответствующая части верхней, боковой и значительной части нижней поверхностей сегмента, боковая поверхность смята в складки; на нижней поверхности наряду с устьицами видны отверстия, соответствующие утраченным папиллам, ×110; *5* — значительная часть верхней и боковая поверхности сегмента, слева видны продолговатые клетки безустьичной зоны верхней поверхности, боковая поверхность смята в продольные складки, ×240; *6* — крупные папиллы на нижней поверхности листа, ×240; *7*, *8* — устьица, ×450. Все препараты с голотипа (*2*).

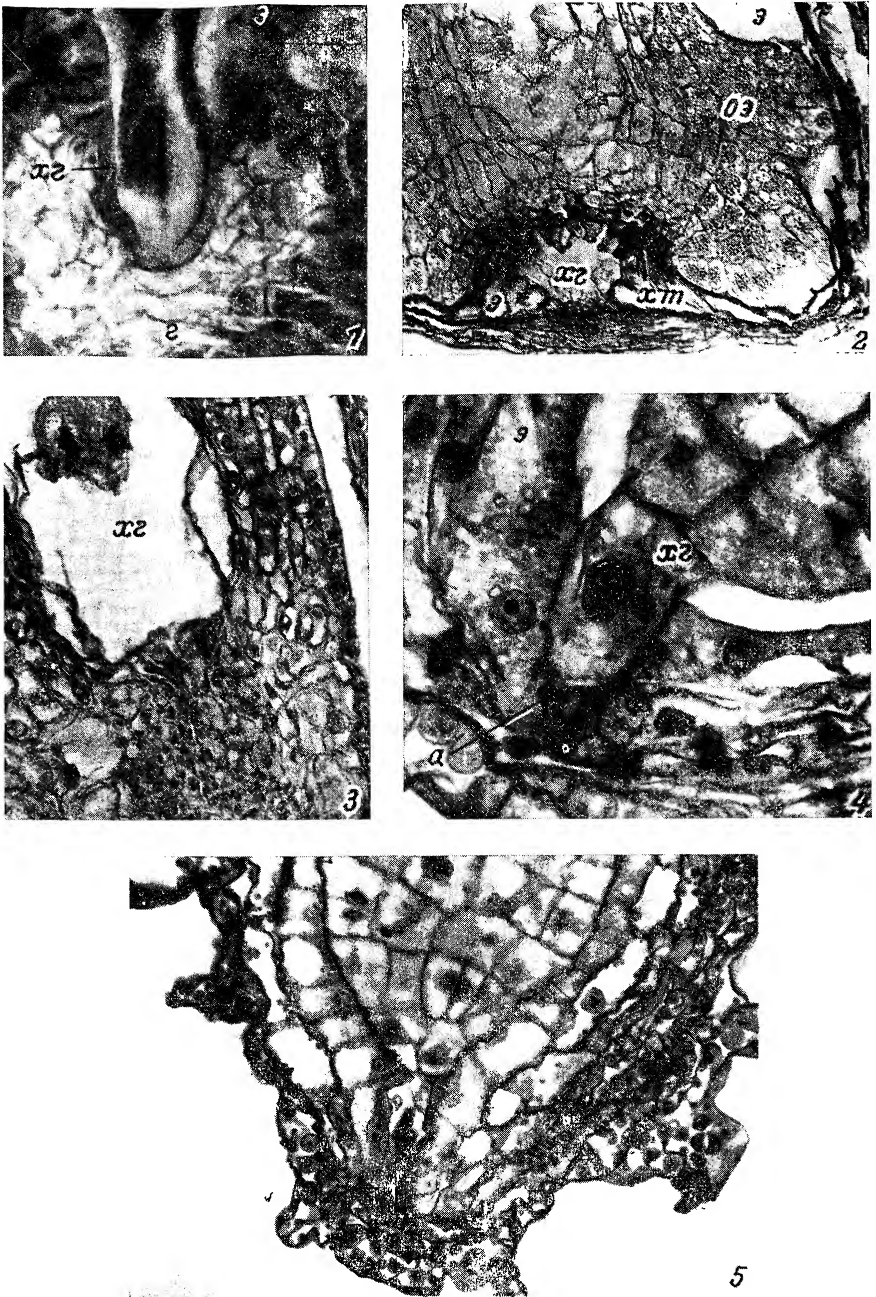
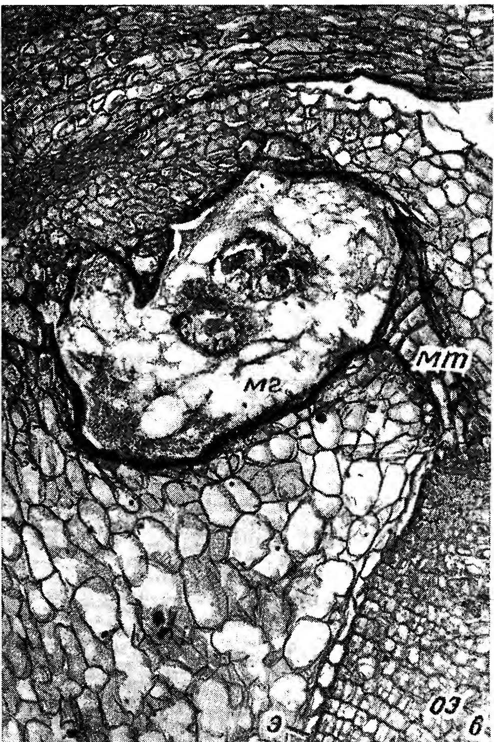
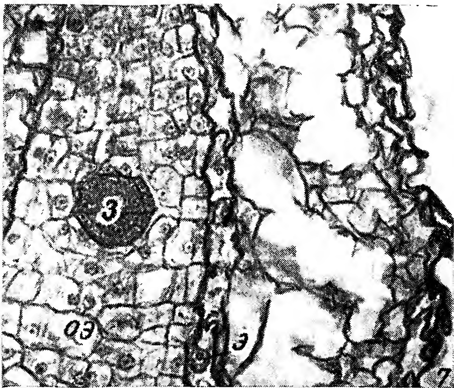


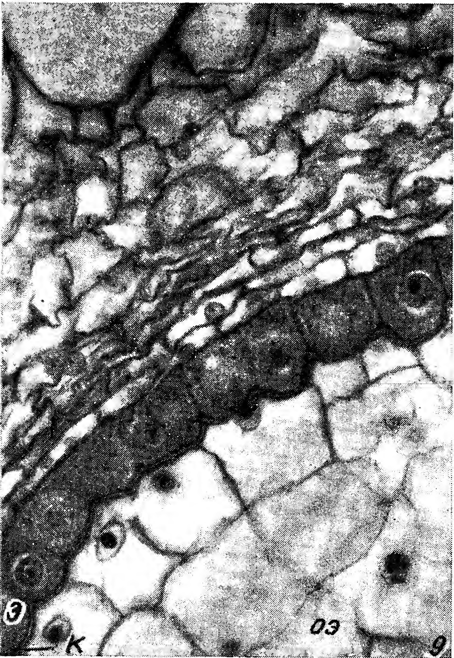
Рис. 3. Структура гаусториев, эндосперма и окружающих тканей семязачатка.

1 — апикальная часть халазального гаустория *Verbascum thapsus*, окруженного гипостазой в семязачатке на стадии зиготы; *2* — халазальная часть семени *V. thapsus* на стадии позднего глобулярного проэмбрио; *3* — халазальный гаусторий *Melampyrum nemorosum* на ранней стадии развития; *4* — халазальный гаусторий *Cistanche flava*; *5* — халазальная часть семязачатка *Orobanche pallidiflora* с дегенерирующим гаусторием эндосперма;
6 — микропилярный гаусторий *Bartsia alpina*; *7* — участок семязачатка *Tozzia alpina*; *8* — халазальная часть семязачатка *Lathraea squamaria*; *9* — участок эндотелия со смежными тканями у *L. squamaria*; *10* — дегенерировавший эндотелий в семени *L. squamaria* на стадии заложения семядолей зародыша;
а — антиподы, *к* — кутикула; остальные обозначения, как на рис. 2.
Снято с объективом: *1* — ×100: *2* — ×12.5; *3*, *5—8*, *10* — ×25; *4*, *9* — ×63,

К стр. 1569







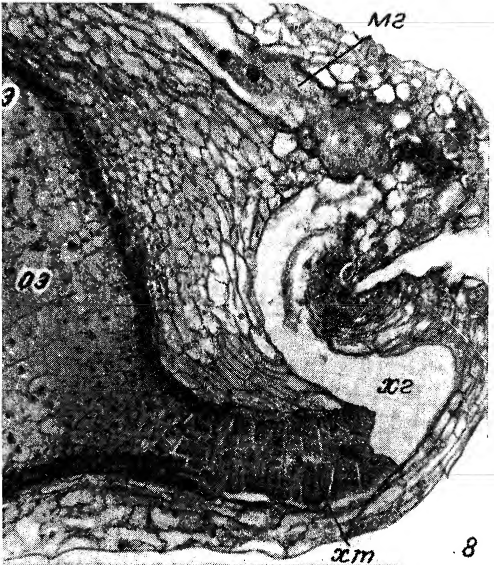




Рис. 3 (*продолжение*).

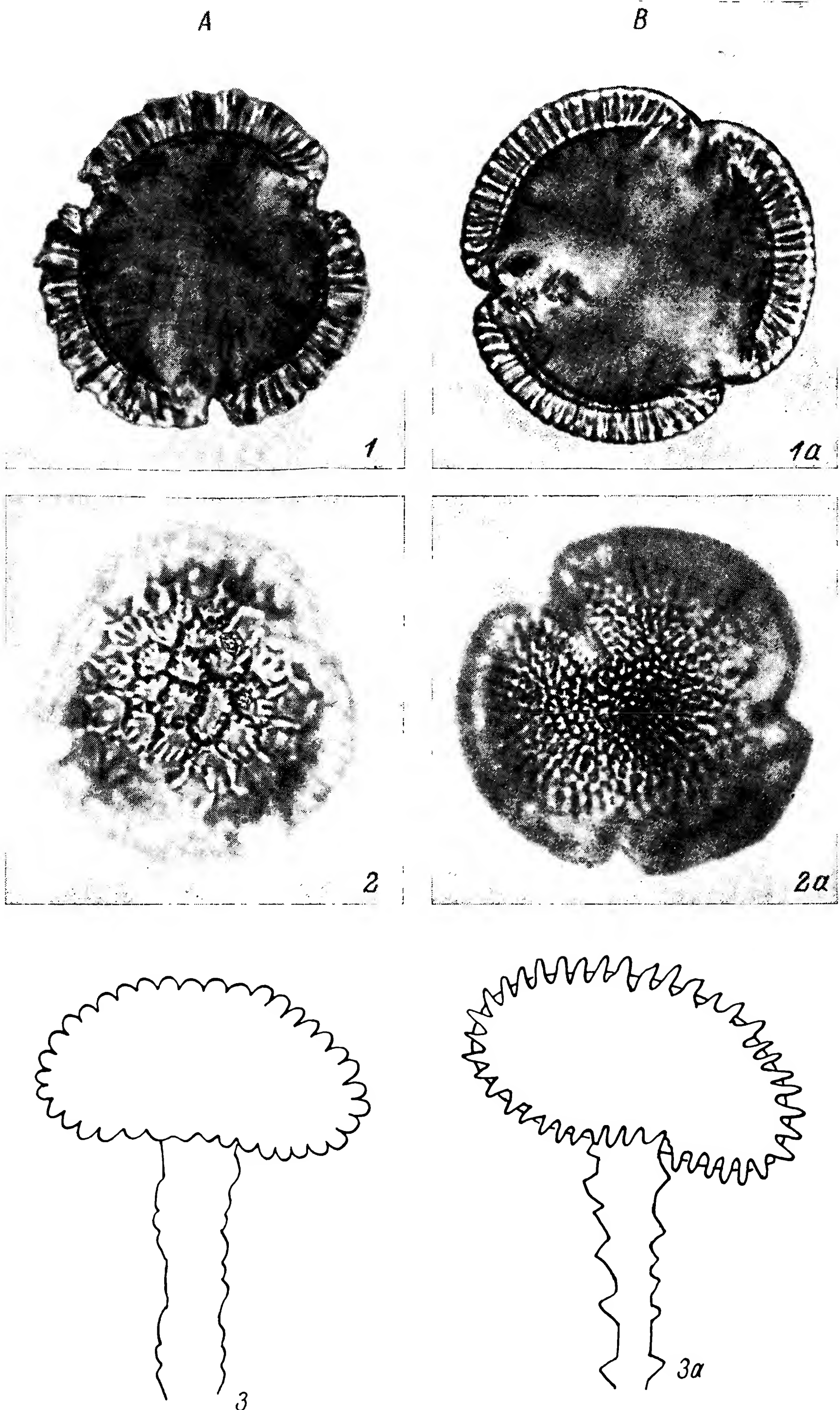
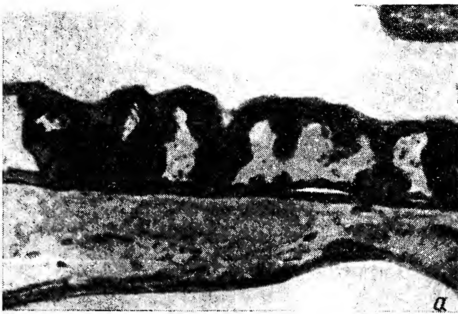
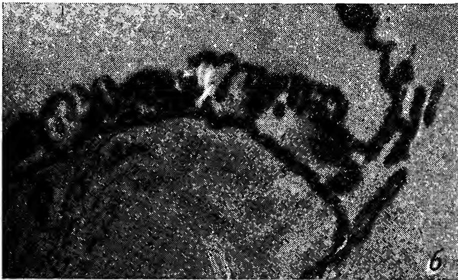


Рис. 11. Строение пыльцы и воспринимающей поверхности рылец в гетеростильных цветках *Acantholimon diapensioides* Boiss.

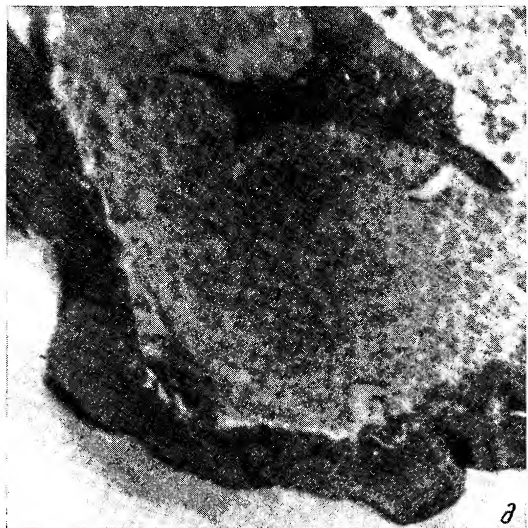
I — длиннопестичные цветки, *II* — короткопестичные цветки; *1*, *1a* — пыльцевые зерна форм А и В (×10000); *2*, *2a* — крупно- и мелкосетчатая поверхность спородермы; *3*, *3a* — зернистая и сосочковидная поверхность рыльца и столбиков.











Строение экзины пыльцы *Pinus sibirica* Du Tour (подрод *Strobus*), ТЭМ.

а — сэкзина щита *б* — вздутия сэкзины у основания воздушных мешков; *в* — перфорации в сэкзине воздушных мешков, внешние и внутренние стенки альвеол; *г* — мелкие бугорки сэкзины на внешней поверхности лептомы и крупные бугорки нэкзины на внутренней поверхности лептомы; *д* — ламеллятная структура нэкзинных бугорков.

Увеличение: *а*, *в*, *г* — 2·8600; *б* — 2·4900; *д* — 2·11 000.

1 р. 50 к.

Индекс
70056